

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR EN SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHARGÉ DE COURS DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

ONZIÈME SÉRIE

Mai 1910

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

Prix de ce volume : 25 francs

- 1° P.-A. DANGEARD : Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs, avec 53 planches.
2° TOURNEMEX : Recherches sur la structure des plantules chez les Viciées, avec 4 planches
-

DIRECTION : 12, rue Gay-Lussac, PARIS

PARIS :

LONDRES
DULAU & Co
Soho Square, 37

J.-B. BAILLIÈRE
Rue Hautefeuille, 19

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

ÉTUDES
SUR LE
Développement et la Structure
DES ORGANISMES INFÉRIEURS

PAR
P.-A. DANGEARD

INTRODUCTION

Au cours de ce travail sur le développement des organismes inférieurs, nous avons toujours accordé une attention spéciale à l'étude de l'élément nucléaire.

Le noyau a une existence si générale, les fonctions qui lui sont attribuées ont une telle importance qu'on ne saurait trop préciser ses diverses manières d'être et les modifications qu'il est susceptible de présenter.

La plupart des théories actuelles relatives à la sexualité, à l'hérédité, à l'hybridation, etc., reposent sur l'action directe ou indirecte de l'élément nucléaire.

C'est à la suite de la découverte d'une fusion nucléaire dans la baside et dans l'asque (1) des champignons supérieurs que s'est produit dans presque tous les pays ce mouvement de recherches sur l'histologie des mycètes qui va s'accroissant tous les jours, et dont les zoologistes emprun-

(1) Consulter les nombreux mémoires publiés dans *le Botaniste*.

tent maintenant les conclusions, lorsqu'ils veulent interpréter la reproduction des Amibes et des Flagellés (1).

C'est à la suite d'une étude du noyau chez les Chlamydomonadinées, dans laquelle nous avons constaté que le nombre des chromosomes est le même dans les cellules végétatives et dans les gamètes, que nous avons substitué à la théorie de Van Beneden, adoptée par tous les zoologistes, une autre théorie qui rend mieux compte de l'origine de la sexualité et de son importance dans le développement des êtres (2).

C'est encore par des recherches analogues poursuivies dans tout le groupe des Eugléniens que nous avons réussi à montrer la valeur du noyau en systématique et entrevu la possibilité d'établir plus exactement la phylogénie des êtres primitifs en utilisant ce caractère (3).

Il n'est donc pas étonnant que nous ayons saisi toutes les occasions d'étendre nos connaissances sur le noyau des organismes inférieurs, puisque les découvertes faites dans ce domaine ont leur répercussion immédiate sur la façon d'envisager et de comprendre les phénomènes de la vie les plus importants soit chez les animaux, soit chez les végétaux. Depuis plusieurs années, nous accumulons les observations ; nous aurions pu les publier au fur et à mesure en des mémoires analogues à ceux qui remplissent les périodiques français et étrangers : nous serons probablement obligé d'agir de la sorte à l'avenir, en ce qui concerne ce genre de travaux.

En effet, la Protistologie a maintenant de nombreux adeptes : on se livre avec une ardeur inconnue jusqu'ici à

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. für Protistenk., Bd. XIV, Heft 2, 1909, p. 264).

(2) P.-A. Dangeard : *L'Evolution de la sexualité générale* (la Revue des Idées, 15 janvier 1907).

(3) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (le Botaniste, 8^e série, 1902).

l'étude des organismes inférieurs ; telle découverte est faite dans plusieurs laboratoires à la fois, et celui qui s'attarde trop à publier les résultats qu'il obtient, risque fort de perdre tout le bénéfice de ses efforts et de son travail.

En ce qui nous concerne, et bien que nous ayons par des notes préliminaires fixé les points les plus importants de ces recherches, le moment était venu de les exposer sans plus tarder dans leur ensemble avec les conclusions générales qui en découlent.

Ce mémoire n'est autre chose qu'une réunion de petites monographies qui ont été faites au jour le jour pendant plusieurs années, au hasard des rencontres heureuses, mais toujours avec le souci très grand de la vérité. L'étendue du sujet, l'abondance des observations et des faits augmentent comme toujours les chances d'erreur : nous avons l'espoir que le nombre de ces erreurs ne dépasse pas un minimum inévitable.

L'ouvrage comprend cinq parties.

La première partie est consacrée à l'étude des Amibes, qui sont ainsi considérées comme une sorte de centre d'évolution.

La seconde partie donne la description de nombreux Rhizopodes.

La troisième partie traite au même point de vue des Flagellés, et en particulier des Monadinées.

La quatrième partie renferme une étude de quelques groupes d'Algues inférieures, dans leurs relations avec les Flagellés.

La cinquième partie résume les principaux résultats du travail.

PREMIÈRE PARTIE

LES AMIBES

Un certain nombre d'organismes occupant une position variable dans la systématique ont un stade amibe : il suffit de citer les Myxomycètes, les Acrasiées, les Labyrinthulées, etc. ; mais il faut bien se garder de confondre ces états amiboïdes avec les espèces nombreuses appartenant au genre *Amœba*.

Non pas que ce genre soit lui-même exactement délimité, car son extension est comprise de façon très différente selon les auteurs. Les uns l'ont morcelé en nombreux genres nouveaux, *Protamœba*, *Gloidium*, *Gringa*, *Hyalodiscus*, *Dactylosphæra*, etc., en s'appuyant soit sur la forme et la disposition des pseudopodes, caractère de faible valeur, même parfois au point de vue purement spécifique, soit sur l'absence d'un noyau, ce qui est encore plus contestable. En effet, à l'heure actuelle, on ne se hasarde plus à signaler l'absence d'un noyau, à l'intérieur d'une Amibe, car on ne réussirait qu'à jeter le discrédit sur la méthode d'observation employée : pour tout dire, personne ne croit plus aux fameuses Monères d'Haeckel : s'il est encore des naturalistes qui les abandonnent avec peine, c'est qu'elles ont servi à leurs conceptions philosophiques sur l'évolution de la matière pour combler le fossé qui sépare le monde inanimé de celui qui possède la vie. « Ce qui est vrai, avons-nous écrit ailleurs (1), c'est que nous n'avons aucune idée de cette transition si elle existe réellement, et qu'il y a incomparablement plus de distance entre la matière inanimée et l'Amibe qu'entre l'Amibe et l'homme par exemple. »

(1) P.-A. Dangeard : *L'Evolution de la sexualité générale* (Revue des Idées, 15 janvier 1907, p. 6 du tiré à part).

Un certain nombre d'auteurs — parmi lesquels nous nous rangeons — conservent au moins provisoirement au genre *Amœba* sa plus grande extension. Ils y font rentrer toutes les espèces ayant un protoplasme dépourvu de membrane pendant la période végétative, se déplaçant au moyen de pseudopodes, se nourrissant en général au moyen d'aliments ingérés à l'intérieur de vacuoles nutritives, se multipliant par bipartition ; un simple enkystement, accompagné ou non de fusions nucléaires, termine le développement.

Quel est le caractère qui devra servir plus tard à constituer des groupes de valeur générique ? Est-ce la forme et la structure des kystes ? S'adressera-t-on à nouveau à l'aspect et à la disposition des pseudopodes ? Choisira-t-on le mode de division nucléaire ? S'il ne s'agissait que d'établir la véritable parenté des espèces, ce dernier caractère serait évidemment bien supérieur aux autres ; mais il est d'emploi trop difficile pour les besoins de la systématique usuelle : il ne pourra servir que pour l'ébauche de la véritable classification naturelle qui restera longtemps différente de notre classification ordinaire.

Loin de pouvoir actuellement démembrer le genre *Amœba* avec quelque chance de succès, nous sommes même incapables le plus souvent de caractériser les espèces les plus vulgaires.

Voyons, en effet, comment s'exprime à ce sujet Penard, qui fait autorité en la matière (1).

« Pour les Amibes, presque tout est encore à faire : quelques rares espèces seulement sont réellement déterminables d'après les travaux existants, non qu'elles ne présentent pas d'autonomie véritable au même titre que les autres Rhizopodes, mais parce que presque toutes les descriptions sont incomplètes et basées sur des caractères souvent incertains, parfois même sans réalité. »

(1) Penard : *Les Rhizopodes d'eau douce du bassin du Léman*, Genève, p. 10.

Rien n'est plus difficile, en effet, que de déterminer une Amibe. Les travaux de Claparède et Lachmann, l'ouvrage de Dujardin, celui du Butschli, ne peuvent être de quelque utilité que pour un nombre restreint d'espèces. Maggi a donné, il est vrai, un intéressant résumé s'appliquant aux espèces étudiées jusqu'en 1876 (1) ; le nombre de celles-ci, qui s'élevait approximativement à 44, est réduit à 28. Il faut arriver cependant aux recherches de Grüber pour constater un progrès sensible dans la classification des Amibes (2). Ce savant a montré que dans la détermination des espèces, il fallait tenir compte de la *grosseur relative du corps*, de la *consistance du protoplasma*, de la *forme des pseudopodes*, des *inclusions diverses*, *granules*, *cristaux*, *vacuoles*, etc., et aussi du *nombre*, de la *grosseur* et de la *structure des noyaux* : Grüber a réussi de la sorte à mieux caractériser certaines espèces connues, et il a pu en créer de nouvelles.

Mais les divers caractères invoqués par Grüber sont encore insuffisants : il faut aller plus loin, et les monographies de l'avenir auront à tenir compte de l'ensemble du développement, de la nature des kystes, de l'existence ou de l'absence de phénomènes de gamie, des réactions de chaque espèce vis-à-vis des milieux, des propriétés biologiques, et surtout du mode de division des noyaux.

Examinons ce qui a été fait récemment dans chacune de ces directions.

A

Au point de vue développement, de grosses erreurs s'étaient produites à diverses reprises, à propos de plusieurs espèces d'Amibes et de Rhizopodes : les uns, comme Carter,

(1) Maggi : *Studi anatomo-fisiologici intorno alle Amibe* (Atti della Soc. ital. di scienze naturali, vol. XIX, 1876).

(2) Grüber : *Studien über Amöben* (Zeit. f. wiss. Zool., Bd. XLII, 1885, p. 186).

avaient cru voir une reproduction par ovules et par spermatozoïdes ; les autres, comme Greef, avaient pensé que le noyau était susceptible de fournir en se divisant de jeunes individus.

Nous avons montré en 1895 que ces fausses interprétations étaient dues à la présence d'un parasite qui vit à l'intérieur du noyau des Amibes et y forme ses germes : nous avons désigné ce parasite sous le nom de *Nucleophaga amœbæ* (1).

Nous donnions en même temps dans ce mémoire le principe d'une nouvelle méthode, — celle de la *nucléophagie*, — permettant d'étudier les fonctions du protoplasma de la cellule en l'absence du noyau.

Dans le cas considéré, cette méthode avait sur la mérotomie un avantage manifeste.

Les Amibes énucléées par mérotomie sont, en effet, incapables d'ingérer des particules solides : il est impossible, par suite, d'y étudier les réactions intraprotoplasmiques de la digestion (Bruno Hofer, Le Dantec) : le protoplasma se roule en boule, cesse d'émettre des pseudopodes et devient flottant.

Nous montrions dans ce mémoire que les Amibes énucléées par un parasite continuent au contraire à ingérer normalement les aliments, des Euglènes par exemple ; il sera possible d'y étudier la digestion ; le protoplasma continue longtemps à former des pseudopodes.

Nous faisons prévoir en même temps que la connaissance des Nucléophages pourrait guider dans l'étude des maladies, et en particulier des tumeurs et des carcinomes.

Grüber a rencontré depuis cette époque une seconde espèce de Nucléophage qui vit à l'intérieur des noyaux de l'*Amœba viridis*.

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (le Botaniste, série IV).

L'espace semble très différente de la nôtre et devra probablement être considérée comme nouvelle lorsqu'elle sera mieux connue : « Die Krankheit tritt rasch auf, und man erkennt sie zuerst daran, dass der Kern hypertrophisch wird, der Kernkörper verschwindet und unregelmässige Ballen dann das Kerninnere erfüllen. Wenn dann später der Kern das Vielfache seines normalen Umfangs erreicht hat, sieht man ihn dicht gefüllt mit kleinen Kornchen oder Kugelchen. Bei Druck und wenn man den Kern zum Platzen bringt, strömen die Pilze heraus, wie kleine regelmässige Kreuzchen erscheinend. Es sind Gruppen von sechs Kornern, wie man bei starkerer Vergrosserung leicht erkennen kann (1). »

Grüber confirme nos résultats en ce qui concerne l'emploi de la méthode de nucléophagie dans l'étude des fonctions du noyau et du protoplasma :

« Dangeard sagt sehr richtig, dass man durch die Einwirkung der Kernparasiten ein Mittel an der Hande habe, um Einzellige in kernlosen Zustände zu beobachten, was man bisher nur durch operatives Eingreifen gekonnt hat (2). »

Penard a retrouvé les Nucléophages parasites dans l'*Amæba terricola*. « Dans deux de mes récoltes, dit-il, j'ai trouvé un certain nombre d'*Amæba terricola* attaquées par le parasite de Dangeard, selon toute apparence la *Nucleophaga amæbæa*, mais qu'en même temps je crois pouvoir considérer comme identique au parasite de Grüber, et bien que mes observations ne soient dans leur généralité qu'une confirmation des faits annoncés par ces deux auteurs, je décrirai rapidement les phénomènes dont j'ai pu être témoin (3). »

(1) Grüber : *Ueber Amæba viridis* (Abdruck aus den Zool. Jahrbüchern, suppl. VII, 1904, p. 73, pl. VIII).

(2) Grüber : *Loc. cit.*, p. 73.

(3) Penard : *Observations sur les Amibes à pellicule* (Archiv. f. Prot., Bd. VI, p. 196).

Nous sommes loin de partager l'opinion de Penard sur l'identité des diverses formes de Nucléophages déjà connues ; nous sommes au contraire persuadé que parmi ces Nucléophages des Amibes on trouvera plusieurs espèces et peut-être aussi plusieurs genres.

Doflein a signalé également la présence de *Nucleophaga amœbae* dans le noyau de l'*Amœba vespertilio* (1).

La présence de Nucléophages a encore été signalée par Elpatiewsky (2) dans les noyaux d'*Arcella vulgaris* et par Mercier dans les formes uninucléées d'*Amœba blattæ* (3).

Penard et Doflein n'ont pu que constater l'exactitude des faits décrits par nous lorsque nous avons établi les caractères de ces intéressants parasites ; mais ils nous font grief — et la chose étonne — d'avoir émis l'idée que l'étude de ces organismes, dont l'habitat est si particulier, pourrait servir à mieux faire connaître certaines maladies, et en particulier les tumeurs.

Ils oublient que si, actuellement, on semble disposé à chercher l'agent des tumeurs parmi les Bactériacées, il n'en est pas moins vrai que des travaux récents ont montré par ailleurs l'importance des parasites nucléaires dans diverses maladies. Nous avons donc raison, il y a une quinzaine d'années, d'engager les chercheurs à entreprendre des études comparatives dans cette voie, et c'est avec un véritable plaisir que nous voyons de jeunes savants français aborder avec succès ces sujets difficiles (4).

Si les recherches sur la structure du noyau des Amibes ont pu amener à la connaissance des Nucléophages, si le pa-

(1) Doflein : *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen* (Arch. f. Prot., Suppl. I, 1907, p. 287).

(2) Elpatiewsky : *Zur Fortpflanz. von Arcella vulgaris* (Arch. f. Prot., Bd. X, 1907).

(3) Mercier : *Un parasite du noyau d'Amœba blattæ* (C. R. Soc. biol. Paris, vol. LXII, p. 1132-1134).

(4) E. Chatton et A. Brodsky : *Le parasitisme d'une Chytridinée du genre Sphaerita* (Arch. f. Protis., 1909).

rasitisme de ces derniers a permis d'éliminer du cycle du développement des Amibes la notion de spermatozoïdes et d'œufs, d'autres travaux des plus remarquables mettaient en évidence chez certaines Amibes des phénomènes de sexualité d'une autre nature.

B

Sous le nom d'autogamie, Hartmann et quelques auteurs désignent des phénomènes sexuels dans lesquels la fécondation s'opère entre gamètes frères ou proches parents ; parfois même cette fécondation est réalisée entre noyaux d'une même cellule (1).

On attribue avec raison la première découverte de ces phénomènes chez les Protistes à R. Hertwig, qui les décrit en 1898 chez l'*Actinosphaerium eichhorni* (2).

Mais, en général, on semble ignorer que ce n'est pas l'étude des Protistes qui a fait connaître ce nouveau mode de fécondation, mais bien celle des Champignons supérieurs. Rappelons donc que c'est en février 1893 que nous avons, en collaboration avec Sappin-Trouffy, signalé une fusion de noyaux dans la téléutospore des Urédinées, et que c'est en mai 1894, que le même phénomène fut décrit par nous dans l'asque des Ascomycètes. On trouvera tous les détails relatifs à ce sujet et à la question de la sexualité des Champignons supérieurs qui a tant de points de ressemblance avec celle des Protistes dans notre mémoire : *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (3).

Les Amibes ont fourni dans ces dernières années des cas fort intéressants d'autogamie.

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. f. Protist., Bd. XIV, p. 264, 1909).

(2) R. Hertwig : *Über Kern teilung, Richt. und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni* (Abh. bayr. Akad. Wiss. München, Bd. XIX).

(3) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.* (le Botaniste, série IX-X).

La première description est celle de Schaudinn en 1903 ; elle se rapportait à l'*Entamoeba coli* : elle a été reprise et complétée par Hartmann (1).

Le kyste possède d'abord un seul noyau qui se divise bientôt en deux : une grande vacuole se produit dans le protoplasma entre ces noyaux ; ceux-ci donnent naissance à des chromidies, lesquelles dans l'opinion de Schaudinn donnaient naissance à de nouveaux noyaux ; mais Hartmann considère beaucoup plus justement que les anciens noyaux persistent et que les chromidies sont de nature purement somatique. Chacun des deux noyaux se divise une seconde fois : il en résulte deux noyaux de réduction qui entrent en dégénérescence et disparaissent ; les deux autres subissent une dernière division, donnant chacun un noyau mâle et un noyau femelle. La fusion s'opère entre noyaux de sexe différent. Un mode analogue d'autogamie a été décrit par Wenyon chez l'*Entamoeba muris* (2).

Un autre mode se rencontre, d'après Hartmann, dans l'*Entamoeba tetragena* (3) ; au moment de la fécondation, il se produit une épidémie de conjugaison ; les Amibes deviennent plus petites et des chromidies sortent du noyau et se multiplient abondamment dans le protoplasma ; plus tard, ces chromidies se rassemblent en un ou plusieurs corpuscules compacts qui sont des noyaux somatiques. Le noyau proprement dit du kyste se divise en deux noyaux de gamètes qui se fusionnent directement, sans réduction préalable ; le noyau double de copulation, par deux bipartitions successives, fournit un kyste à quatre noyaux.

Nous aurons à faire quelques réserves sur la nature des chromidies, leur origine et l'interprétation qu'on leur donne ;

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 292-293.

(2) Wenyon : *Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice* (Archiv. f. Protist., Supp. 1).

(3) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 284.

mais les phénomènes de fusion nucléaire présentent un grand intérêt.

Nous les retrouvons, avec quelques variantes, dans l'*Amœba albida*, suivant les observations de Nägler (1).

L'Amibe s'enkyste avec un seul noyau : en se divisant, celui-ci donne naissance à un gros noyau somatique qui se porte vers la surface et disparaît ; le second noyau plus petit, qui est un noyau générateur, prend une forme en α . Sans qu'on sache exactement comment la chose se produit, le noyau générateur fournit deux noyaux de gamètes et quatre petits noyaux de réduction. Il y a fusion des deux noyaux sexuels en un seul noyau qui occupe le centre du kyste.

Plus remarquable est l'*Amœba diploidea*, chez laquelle tous les individus sont munis de deux gros noyaux (2) ; ceux-ci se divisent toujours simultanément, et les figures de division sont parallèles, de sorte qu'après la bipartition, chaque individu possède deux noyaux d'origine différente ; quelquefois les Amibes ont quatre, six ou huit noyaux, lorsque la bipartition du corps n'accompagne pas chaque division nucléaire.

Au moment de la reproduction sexuelle, les Amibes binucléées s'accouplent par deux et s'entourent d'une enveloppe commune ; la fusion s'opère entre les deux noyaux de chaque cellule copulatrice. La limite des deux cellules disparaît dans le kyste ; les deux noyaux doubles de fécondation subissent, d'après l'auteur, deux divisions réductionnelles, ce qui donne huit noyaux ; parmi ces noyaux six sont destinés à disparaître ; les deux autres, qui persistent, possèdent la structure normale et se retrouveront dans l'Amibe provenant de la germination du kyste.

L'auteur de ce mémoire si intéressant cherche à établir des comparaisons avec le cycle du développement des Uré-

(1) Nägler : *Entwickl. Studien über Amöben* (Arch. f. Prot., Bd. XV, 1909).

(2) Nägler : *Loc. cit.*, p. 31-36.

dinées ; il y a certainement une concordance remarquable en ce qui concerne l'existence, ici d'articles, là d'individus dont les deux noyaux se divisent simultanément, et se transmettent en deux lignées indépendantes : ces deux lignées de noyaux restent ainsi parallèles jusqu'au moment de la fécondation. Chez les Urédinées, cette fécondation entre noyaux de parenté si éloignée se fait dans la téléutospore, alors qu'elle a lieu dans le kyste chez les Amibes.

Mais Nägler, qui cite à ce sujet les travaux de Blackman et Fraser, de Christman, de Lotsy, ignorait sans doute que ces phénomènes ont été vus et décrits pour la première fois en France (1). De plus, des mitoses conjuguées analogues à celles de l'*Amoeba diploidea* ont été vues et signalées par nous depuis longtemps chez les Arcelles, le *Trepomonas agilis*, et même avec nombreux noyaux dans les sporanges des Vampyrelles (2).

Nous citerons encore relativement à cette question de l'autogamie chez les Amibes le travail de Dobell (3).

Par ce court exposé, on voit tout l'intérêt qui s'attache à cette question de la sexualité chez les Amibes ; sans aucun doute, les observations manquent de précision en général ; elles renferment évidemment des lacunes et aussi beaucoup d'inexactitudes ; mais telles qu'elles sont, elles marquent un progrès considérable, et elles doivent stimuler le zèle de tous ceux qui s'intéressent à ces grands problèmes de la biologie générale.

(1) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Réponse à une note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse des Urédinées* (le Botaniste, 1^{er} août 1895). — Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées* (le Botaniste, 5^e série).

(2) P.-A. Dangeard : *L'organisation du Trepomonas agilis et Contribution à l'étude des Diplozoaires* (le Botaniste, 9^e série, 1^{er} fasc., décembre 1903). — Id. : *Étude de la Karyokinèse chez la Vampyrella vorax* (le Botaniste, 7^e série, p. 131).

(3) Dobell : *Notes on some parasitic Protists* (Quat. Journ. Micr. sc., V, 52).

Les études dans cette voie sont d'ailleurs grandement facilitées par la possibilité d'obtenir des cultures d'Amibes.

C

La culture des Amibes a réalisé dans ces dernières années des progrès considérables.

Nous n'avons pas l'intention de donner ici l'indication des nombreux milieux nutritifs soit liquides, soit solides, qui ont été proposés : on en trouvera une énumération très complète dans l'ouvrage de Vahlkampf (1).

Nous dirons seulement que les Amibes affectionnent comme nourriture les Bactéries, et que les milieux nutritifs doivent par conséquent être favorables au développement de ces Bactéries. Frosch a même remarqué que certaines Bactéries sont plus que d'autres favorables à la culture des Amibes (2).

En général, c'est l'agar rendu plus ou moins nutritif par de la peptone, de la somatose, de la nutrose, etc., qui forme le fond de ces cultures ; on emploie aussi beaucoup le *Fucus crispus* dans la proportion de 5 p. 100 d'eau.

Les cultures d'Amibes doivent renfermer des Bactéries, puisque celles-ci forment le fond de la nourriture ; mais il y a intérêt à éliminer une foule de Protozoaires qui se développent concurremment et dont la présence risque de fausser les observations.

C'est seulement à ce titre que nous signalerons l'utilité que peut présenter parfois le liquide de Knop.

Nous avons remarqué tout à fait par hasard que certaines Amibes du groupe *A. limax* et *A. guttula* s'étaient

(1) E. Vahlkampf : *Beitr. zur Biol. und Entw. von Amöba limax* (Arch. f. Protist., Bd. V, p. 198-209).

(2) Frosch : *Zur Frage der Reinzuchtung der Amöben* (Centr. f. Bakt. u. Parasit., Bd. XXI).

développées en abondance, dans des cuvettes où nous cultivions une algue, le *Chlorella vulgaris*, dans ce liquide de Knop.

Quelques-unes de ces cultures pouvaient être considérées comme pures, car en dehors de l'algue, elles ne renfermaient que ces Amibes et une seule espèce bactérienne. Les Amibes formaient un voile léger à la surface ; l'enkystement se montrait régulièrement au bout d'un certain temps.

Il se produisait là une sorte d'association qui mériterait d'être étudiée en détail. En effet, le liquide de Knop étant dépourvu de carbone organique, ce corps nécessaire à l'Amibe et à la Bactérie, ne pouvait provenir que de la nutrition holophytique de l'algue d'une part et sans doute d'une incorporation directe par la Bactérie d'autre part. Cette dernière se serait comportée à la façon des Nitrobactéries.

Nous n'avons pas eu le loisir jusqu'ici d'approfondir cette question ; nous devons donc nous borner à cette constatation : le liquide de Knop,ensemencé de *Chlorella*, se montre favorable au développement en culture pure d'une Bactériacée associée à une Amibe.

C'est avec de telles cultures que l'on pourra étudier la spécificité des Amibes et le mode de division nucléaire, sans être gêné par la présence d'autres organismes inférieurs.

D

L'étude du mode de division nucléaire nous paraît avoir une importance capitale dans la distinction des nombreuses espèces d'Amibes.

Cette idée se trouvait déjà exprimée dans notre premier travail sur la division du noyau chez l'*Amœba hyalina*, en 1899 (1) ; nous étions frappé par ce fait que, contrairement à ce qui existe ailleurs pour les espèces d'un même genre,

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 49.

on rencontre chez les Amibes des différences très grandes dans la division nucléaire. Nous étions confirmé dans cette vue un peu plus tard par nos recherches sur l'*Amœba Gleichenii* (1), où nous décrivions une téléomitose normale.

Puis est venu le beau mémoire de Wahlkampf sur l'*Amœba limax* (2), où se trouve une très bonne description d'un mode de karyokinèse encore inconnu. A la vérité, nous avions déjà obtenu depuis deux ans, chez cette même Amibe, des résultats analogues ; mais, entraîné par d'autres recherches, nous avons négligé de les publier.

D'autres mémoires sont venus, parmi lesquels il est juste de citer celui de Nägler (3) ; mais bien que l'auteur ait figuré de nombreux stades de division nucléaire, on peut dire qu'il n'a rien ajouté de bien important sur ce chapitre au travail de Wahlkampf.

Une mention spéciale doit être faite au sujet du mémoire de Doflein sur l'*Amœba vespertilio* Pen. (4).

Le noyau de cette espèce se divise par une sorte de mitose qui rappelle d'assez près celle que nous avons décrite autrefois chez l'*Amœba Gleichenii* : il y a formation d'un fuseau avec disparition progressive du nucléole ; on distingue nettement des chromosomes au stade de la plaque équatoriale ; ils se séparent en deux groupes comme dans la téléomitose normale. Ces phénomènes rappellent ceux qui ont été vus par Leyden et Löwenthal chez l'*Entamoeba buccalis* (5).

Disons en passant que l'*Amœba vespertilio* peut se remplir de Zoochlorelles qui vivent ensuite en symbiose, à

(1) P.-A. Dangeard : *La téléomitose chez l'Amœba Gleichenii* (Comptes rendus Acad. Sc., n° 24, t. CXXXV).

(2) E. Wahlkampf : *Loc. cit.*, 1905.

(3) Nägler : *Loc. cit.*

(4) Doflein : *Studien zur Naturg. der Protozoen* (Archiv. f. Protist., Suppl. I, 1997, p. 250).

(5) Leyden u. Lowenthal : *Entamoeba buccalis* (Charité Annalen, XXIX, p. 1).

l'intérieur du corps, tout comme chez l'*Amœba viridis*.

Dans cette espèce également, le nombre des noyaux atteint 8 dans les kystes, de sorte qu'on est conduit à penser que, lors de la germination du kyste, il y a naissance de huit jeunes Amibes uninucléées (1).

Wenyon a décrit de son côté, dans une Amibe indéterminée, une mitose normale.

Nous allons étudier dans cette première partie un assez grand nombre d'espèces d'Amibes : nous avons accordé une attention particulière au mode de division du noyau. Il est possible dès maintenant de poser les bases de deux groupements : l'un devra se constituer autour du type *Amœba limax* ; le second comprendra les espèces qui possèdent, comme l'*Amœba Gleichenii*, l'*Amœba vespertilio*, etc. une téléomitose normale.

SECTION I

Type de l'*Amœba limax*.

L'*Amœba limax* se développe en abondance dans la plupart des infusions : nous avons eu l'occasion de la rencontrer bien souvent au cours de nos recherches sur les organismes inférieurs ; plusieurs fois nous avons eu la curiosité de reprendre à nouveau son développement complet, dans l'espoir d'arriver à subdiviser cette espèce-souche en ses principales variétés. Les résultats que nous avons obtenus sont assez encourageants : nous avons noté un certain nombre de différences en ce qui concerne la structure du noyau et son mode de division ; mais nous ignorons encore si ces différences sont spécifiques ou si elles peuvent se montrer sur la même espèce vivant dans des conditions variables. Pour élucider ce point, il faudra, à partir d'une culture

(1) Wenyon : *Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice* (Arch. f. Prot., Suppl. I, p. 177).

pure, établir une série d'ensemencements sur des milieux variés, et dans chaque culture suivre les modifications que pourra présenter la grosseur de l'Amibe, la structure de son noyau et la division nucléaire. Ce travail n'offre à l'heure actuelle aucune difficulté sérieuse : nous avons vu tout à l'heure que les cultures pures d'Amibes avec Bactéries sont faciles à obtenir ; le type de karyokinèse n'est plus à trouver ; les caractères généraux en sont fixés par le travail de Vahlkampf et nos propres recherches ; la technique histologique est celle qu'on emploie pour les autres organismes. On pourrait donc arriver à savoir si l'on doit démembler, en s'aidant des différences que nous allons signaler, le type de l'*Amœba limax* en véritables espèces, ou s'il faut se borner à voir dans ces différences de simples variations sans importance.

Bien que nous penchions pour la première hypothèse, nous nous bornerons à signaler séparément les variétés que nous avons étudiées.

Nous considérerons naturellement comme espèce-type de l'*Amœba limax* celle qui a été décrite avec tant de soin par Vahlkampf ; mais là également nous trouvons d'après ce savant deux aspects différents dans la division nucléaire ; à côté d'une karyokinèse montrant 4 gros chromosomes, on en rencontre une autre dans laquelle les chromosomes restent fusionnés.

Il est très remarquable, d'autre part, que la division nucléaire observée par nous dans l'*Amœba limax* ne correspond pas exactement à celle qui a été décrite par Vahlkampf.

Dans ces conditions, ce qu'il y a de mieux à faire est de rapporter les faits le plus exactement possible, en attendant de nouvelles recherches d'ensemble.

Le nucléole de l'*Amœba limax* est très gros ; il se sépare en deux, lors de la mitose, pour constituer les deux calottes polaires : les chromosomes ont la forme de granulations chromatiques ; ils ne sont guère distincts qu'au stade

de la plaque équatoriale. On observe dans ce type de nombreuses variétés ou espèces : la division nucléaire subit elle-même de nombreuses modifications qui la ramènent parfois à l'aspect d'une simple amitose.

Les Kystes sont sphériques ; ils sont entourés à maturité d'une membrane brune ou noire sous laquelle il nous a semblé voir parfois une endospore mince incolore ; autour de ces kystes, on observe en général une zone plus ou moins irrégulière, plus ou moins épaisse, et de nature gélatineuse ; cette enveloppe peut manquer. Assez rarement le protoplasma, après avoir formé une première membrane, se contracte et s'entoure d'une seconde, abandonnant dans l'intervalle une substance gélatineuse à stries concentriques.

La paroi du kyste est le plus souvent lisse ; une espèce nous a cependant présenté des kystes dont la membrane présentait des pores, c'est-à-dire des espaces circulaires dépourvus de cutinisation.

On peut ainsi établir deux subdivisions.

A) LA PAROI DU KYSTE EST LISSE.

1° *Amœba limax* v^{te} α

Pl. I, fig. 1-23 et fig. 24-31.

Cette Amibe a d'abord été rencontrée dans de l'eau de rouissage à Ségrie (Sarthe). Le chanvre, dans cette localité, n'est pas toujours conduit à la rivière : on se contente de le placer dans de grandes mares ou « routoirs » : la fermentation s'y établit vite, amenant avec le développement des Bactéries l'apparition d'une foule de Protozoaires.

L'Amibe s'est développée en très grande abondance dans ce milieu.

Ses dimensions sous la forme allongée étaient : long., 40 μ ; largeur 14 μ ; sous la forme arrondie, 20 μ .

Cette forme est la plus grosse que nous ayons rencontrée parmi les variétés de *A. limax*.

On connaît le mode de progression habituel : un large pseudopode incolore s'étale à l'avant et l'endoplasme avec ses granulations suit ensuite le mouvement.

La vacuole contractile atteint 4μ en diamètre : elle se forme par la fusion de trois à cinq petites vacuoles qui apparaissent les unes à côté des autres à l'arrière (Pl. I, fig. 1-3), mais dans le mouvement, la vacuole de fusion peut se trouver reportée en avant du noyau qui occupe généralement une position centrale.

Cette Amibe se nourrit de Bactéries qui se réunissent en sphérules à l'intérieur des vacuoles nourricières, ordinairement assez nombreuses (Pl. I, fig. 7).

Notre attention s'est portée de préférence sur la structure du noyau et son mode de division.

Nos observations ont été faites alors que le mémoire de Vahlkampf n'était pas encore publié ; les deux descriptions présentent des points communs, mais aussi des différences assez grandes, ainsi que nous allons le voir.

Le noyau est sphérique et limité par une membrane nucléaire ; le centre est occupé par un très gros nucléole chromatique ; celui-ci n'est séparé de la membrane que par un intervalle incolore de largeur assez faible. La substance qui remplit cet espace est achromatique ; le nucléole, par contre, se colore avec une grande intensité tout en restant sensiblement homogène (Pl. I, fig. 1).

A la prophase, le diamètre du noyau augmente et son contour devient elliptique ; à ce moment, le nucléole se sépare en deux moitiés qui restent encore réunies un instant par un mince filet (Pl. I, fig. 13). Après la séparation, la substance nucléolaire est disposée en deux calottes hémisphériques entre lesquelles se trouve un intervalle achromatique ordinairement assez étroit (Pl. I, fig. 14).

Nous sommes au stade de la plaque équatoriale : c'est

dans la partie médiane incolore qu'apparaissent de fines granulations chromatiques qui, à notre avis, représentent les chromosomes. Il nous est impossible d'évaluer leur nombre avec quelque certitude ; il y en a une vingtaine ou davantage (Pl. I, fig. 15-16).

L'origine de ces chromosomes est assez obscure : ils naissent, semble-t-il, dans la partie achromatique du noyau ; on les aperçoit avec un aspect un peu fibrillaire alors que le nucléole n'est pas encore complètement séparé en ses deux moitiés ; puis ils se condensent en fines granulations très chromatiques (Pl. I, fig. 23).

On retrouve ensuite ces chromosomes en petits bâtonnets dirigés suivant l'axe du fuseau (Pl. I, fig. 17).

A ce moment, les deux calottes polaires s'éloignent l'une de l'autre et l'ensemble du noyau a la forme d'une navette : la partie médiane du fuseau est un peu plus chromatique qu'auparavant, mais on ne distingue plus de chromosomes (Pl. I, fig. 18).

A la séparation qui a lieu par étirement, les deux calottes polaires ont perdu de leur chromaticité et de leur volume : les chromosomes, qui étaient devenus indistincts au stade précédent (Pl. I, fig. 19), paraissent s'être groupés en deux masses très chromatiques qui se séparent finalement : un peu de substance homogène du fuseau les accompagne (Pl. I, fig. 20-21).

Les deux noyaux-frères se reconstituent (Pl. I, fig. 22), alors que les deux Amibes se séparent : nous ne saurions dire quelle est l'origine exacte du nouveau nucléole.

Vahlkampff a trouvé deux manières d'être différentes dans l'espèce qu'il a étudiée ; sa description correspond à la nôtre jusqu'au stade de la plaque équatoriale. Mais les granulations ou bâtonnets, que nous considérons comme des chromosomes, ne sont pour lui que des protochromosomes ; ceux-ci s'uniraient ordinairement en trois gros chromosomes qui s'allongent suivant l'axe du fuseau et se séparent en-

suite transversalement ; ces chromosomes se réunissent à l'anaphase pour donner un gros nucléole, alors que la calotte polaire disparaît peu à peu. Les choses se passent de la même façon dans le second cas, avec cette différence que les chromosomes ne se différencient pas ; ils sont représentés au stade de la plaque équatoriale par un gros amas chromatique qui se sépare simplement en deux par étirement ; chaque partie donne naissance finalement, comme dans le premier cas, au nouveau nucléole (1).

Tout cela soulève d'assez grosses difficultés d'interprétation, et dans l'ignorance où nous sommes, ne sachant pas s'il s'agit là de différences spécifiques, nous n'entamerons pas une discussion stérile.

Ce qui frappe dans les observations de Vahlkampf et les nôtres, c'est que le nucléole — quel que soit le nom qu'on lui donne — est très gros relativement à la partie chromatique. Il se sépare en deux moitiés qui forment les calottes polaires : la substance de ces formations est destinée à disparaître plus ou moins à l'anaphase.

Par contre, les chromosomes apparaissent dans la partie achromatique : leur volume est d'abord très faible, mais il augmente dans une notable proportion, suivant notre description, dans une proportion beaucoup plus grande (Vahlkampf).

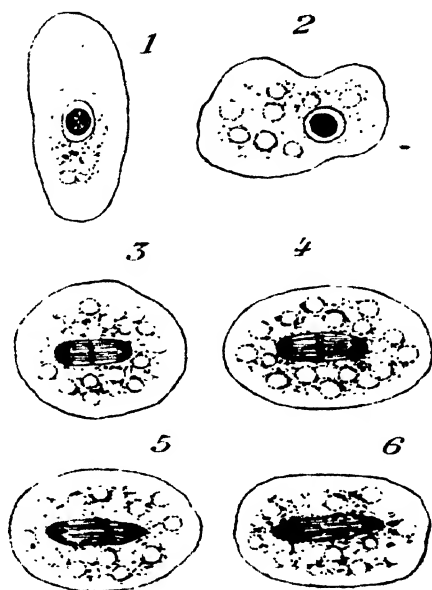
Si les chromosomes sont des éléments permanents du noyau, il est difficile d'expliquer comment les chromosomes forment à l'anaphase un nucléole massif, alors qu'à la prophase suivante ils naissent dans la partie achromatique. On pourrait peut-être supposer que ces granulations viennent du nucléole, mais c'est là une hypothèse toute gratuite.

Nous ne séparons pas de la forme précédente une Amibe de taille un peu plus faible qui s'est développée dans une infusion.

(1) Vahlkampf : *Loc. cit.*, p. 184.

Tous les stades de la division sont analogues aux précédents : le cytoplasme présente une structure alvéolaire très nette, surtout au moment où les deux Amibes vont se séparer (Pl. I, fig. 24-31).

Nous pourrions faire exactement les mêmes remarques au sujet d'une autre Amibe qui s'est montrée en quantité considérable dans du mout de bière (T. I, fig. 1-2) ; nous n'avons jamais vu les granulations ou les petits bâtonnets de la plaque équatoriale s'unir en trois ou quatre gros chromosomes ; nous avons cependant rencontré plusieurs individus au stade de la plaque équatoriale, avec les deux calottes polaires et les granulations chromatiques ou chromosomes situés à l'équateur du fuseau : nous avons vu également plusieurs stades de l'anaphase, alors que le fuseau s'est allongé et que les chromosomes sont devenus indistincts (T. I, fig. 3-6).



T. I. *Amoeba limax*.

Nous signalerons ici une forme d'*Amoeba limax* dans laquelle les premiers stades de la division nucléaire se font comme dans le cas normal ; mais les détails de l'anaphase étaient plus nets. Ainsi dans la division représentée pl. I, fig. 36, les deux noyaux sont encore réunis par un long trabécule ; quelques parties chromatiques irrégulières forment une sorte d'anneau autour de la partie centrale colorée en rose ; on retrouve ces mêmes parties chromatiques alors que la trabécule d'union a disparu ; on est fondé à admettre d'après

les stades qui précèdent que ces éléments chromatiques proviennent de la fusion des chromosomes ; c'est cette chromatine qui, s'unissant avec la partie centrale appartenant aux calottes polaires, paraît reconstituer le gros corpuscule désigné sous le nom de nucléole qui occupe le centre du noyau à l'état de repos.

Il est extrêmement difficile, dans ce mode de division, d'établir exactement les relations qui existent entre le nucléole et les chromosomes. Wahlkampf est d'avis que les chromosomes naissent et se développent aux dépens des calottes polaires : « Ich vermute daher, dass die Anlage und das Wachstum der Äquatorialplatte und das Wachstum der Chromosomen auf Kosten der Polkörper erfolgt. Für diese Vermutung spricht nachst den genannten Grossenverhältnissen und der schliesslichen Vereinigung von Polkörpern und Tochterplatten auch das Wachstum der Chromosomen an der der Polkörpern zugewandten Enden, wodurch die keulenförmige Gestalt zustande kommt (1). »

Pour discuter cette question utilement, il est nécessaire de se reporter à la téléomitose normale telle que nous la décrirons plus loin chez l'*Amœba Gleichenii* : nous verrons alors que les deux modes de division nucléaire ne sont peut-être pas aussi différents qu'on serait tenté de le croire à un premier examen.

2^o *Amœba limax* v^{te} ♂

(Pl. II, fig. 32-42.)

Nous étudierons ici séparément une variété obtenue dans une infusion de foin avec de nombreux *Chilomonas*.

Longueur, 18 à 20 μ ; largeur, 12 μ .

Malgré ses dimensions plus faibles, cette forme est intéressante.

(1) Wahlkampf : *Loc. cit.*, p. 186.

Les chromosomes se voient nettement au stade de plaque équatoriale ; ils sont fibrillaires. Après une bipartition transversale, ils se réunissent en deux masses chromatiques qui s'éloignent l'une de l'autre et se séparent par étirement. A côté, extérieurement, sont les nucléoles qui ont conservé sensiblement leur grosseur, mais qui sont presque achromatiques (Pl. II, fig. 32-41).

Il n'existe pas ici une disproportion entre la masse de chromatine contenue dans les chromosomes au stade de la plaque équatoriale et celle qui se voit à l'anaphase.

Les chromosomes, après leur bipartition transversale, semblent donc s'unir en deux amas de chromatine qui s'éloignent l'un de l'autre, en prenant plus ou moins l'aspect clavi-forme.

On peut même admettre que les deux calottes polaires, en reprenant leur chromaticité, redeviennent les nucléoles des nouveaux noyaux, alors que les chromosomes disparaissent en perdant leur sensibilité aux réactifs dans l'intervalle péri-nucléolaire. En effet, nous avons pu mettre en évidence plusieurs fois dans cet intervalle un peu de nucléoplasme granuleux.

Cette forme a fourni de nombreux kystes sphériques d'un diamètre de 14 à 15 μ ; on distingue une enveloppe externe assez mince, un peu brune, et une seconde membrane assez épaisse, de couleur beaucoup plus sombre. Nous avons cru voir parfois une troisième membrane incolore à stries concentriques qui recouvre directement le protoplasma. L'enveloppe externe a un contour extérieur plus ou moins régulier ; elle est de nature plus ou moins gélatineuse.

Le protoplasma est incolore et finement granuleux ; au centre se trouve un noyau nucléolé (Pl. II, fig. 42).

3° *Amœba limax* v^{le} γ.

(Pl. II, fig. 1-21.)

Cette variété s'est développée dans une infusion où une carpe avait été abandonnée pendant une quinzaine de jours.

Les individus se trouvaient en grand nombre dans le voile superficiel constitué par les Bactéries.

L'endoplasme était granuleux, sans autres vacuoles que la vacuole contractile. Celle-ci prend naissance en arrière du noyau par six ou sept petites vacuoles qui se fusionnent successivement (Pl. II, fig. 1-4) : la vacuole gagne alors la partie postérieure du corps, où elle se vide au contact de la surface.

Nous avons représenté d'une part à un fort grossissement l'aspect ordinaire du corps avec son ectoplasme et son endoplasme, et d'autre part à un plus faible grossissement les déformations rapides montrées par un seul individu dans l'espace d'une minute environ (Pl. II, fig. 9-14).

Après fixation à l'alcool absolu, le protoplasma s'est montré réticulé.

Le noyau à l'état de repos possède la structure ordinaire déjà décrite ; cependant le nucléole, au lieu d'être compact, montre une tendance à se différencier en une zone annulaire chromatique limitant une partie centrale incolore (Pl. II, fig. 5).

Cette structure se trouve complètement réalisée à la prophase, si bien que les deux calottes polaires se séparent comme les deux moitiés d'un anneau (Pl. II, fig. 17).

Le stadé de la plaque équatoriale n'offre rien de particulier ; dans l'unique stade de l'anaphase que nous ayons rencontré, les chromosomes n'étaient plus visibles (Pl. II, fig. 19-20).

Nous avons représenté fig. 21 un kyste dont l'enveloppe

externe incolore est assez large et dentée irrégulièrement. La seconde membrane est assez mince et de couleur brune ; le noyau possède un nucléole à zone annulaire chromatique.

• 4° *Amœba limax* v^{te} ♂.

(Pl. II, fig. 22-31.)

On peut rapprocher de la variété précédente une autre forme dans laquelle le noyau possède également un nucléole différencié en deux zones.

Cette structure se voit très nettement aussi bien au stade de repos qu'au stade de division (Pl. II, fig. 22-31).

La couronne chromatique du nucléole est bien délimitée ; elle entoure un large espace intérieur incolore.

On dirait même qu'à la division, l'anneau se sépare simplement en deux calottes qui s'éloignent l'une de l'autre ; ces deux calottes restent réunies un certain temps par du protoplasma homogène ou fibrillaire qui tient la place du fuseau ; mais nous n'avons pas vu ici les granulations qui représentent les chromosomes (Pl. II, fig. 26-27).

Chaque calotte semble simplement rapprocher ses bords à l'anaphase pour reconstituer les nouveaux noyaux.

Dans cette variété, les individus à deux noyaux ne sont pas rares (Pl. II, fig. 28-29).

Les kystes ont la structure ordinaire, mais le noyau conserve son nucléole annulaire (Pl. II, fig. 31).

Si l'absence de chromosomes au stade de la plaque équatoriale se confirmait, nous aurions ici une sorte d'amitose rappelant quelque peu celle qui a été décrite par Schaudin dans l'*Amœba crystalligera* (1) ; nous aurons l'occasion de revenir sur ce point.

(1) Schaudinn : *Ueber Kernth. mit nachf. Körperth. bei Amœba crystalligera* (Sitz. d. K. Preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin, 2^e série, vol. II, 1894, p. 1029-36).

Amœba limax v^{te} ε.

(T. II, fig. 1-11.)

Cette variété s'était développée dans une infusion de foin : l'Amibe est sensiblement plus grosse que dans la variété précédente ; elle progresse très vite ; l'avant s'étale en une nappe hyaline et le protoplasma avance vers cette nappe avec ses granules et la vacuole contractile ; celle-ci prend naissance à l'arrière par deux ou trois vacuoles qui se fusionnent ; elle est entraînée par le mouvement du protoplasma et vient se vider au contact de la surface (T. II, fig. 1-5).

Le noyau est gros dans cette forme ; son diamètre atteint 6μ ; la distinction du nucléole en une couronne chromatique externe, entourant une partie centrale moins colorée, est particulièrement nette (T. II, fig. 6-7).

Le protoplasma montre un assez grand nombre de vacuoles ; il est assez sensible aux réactifs colorants.

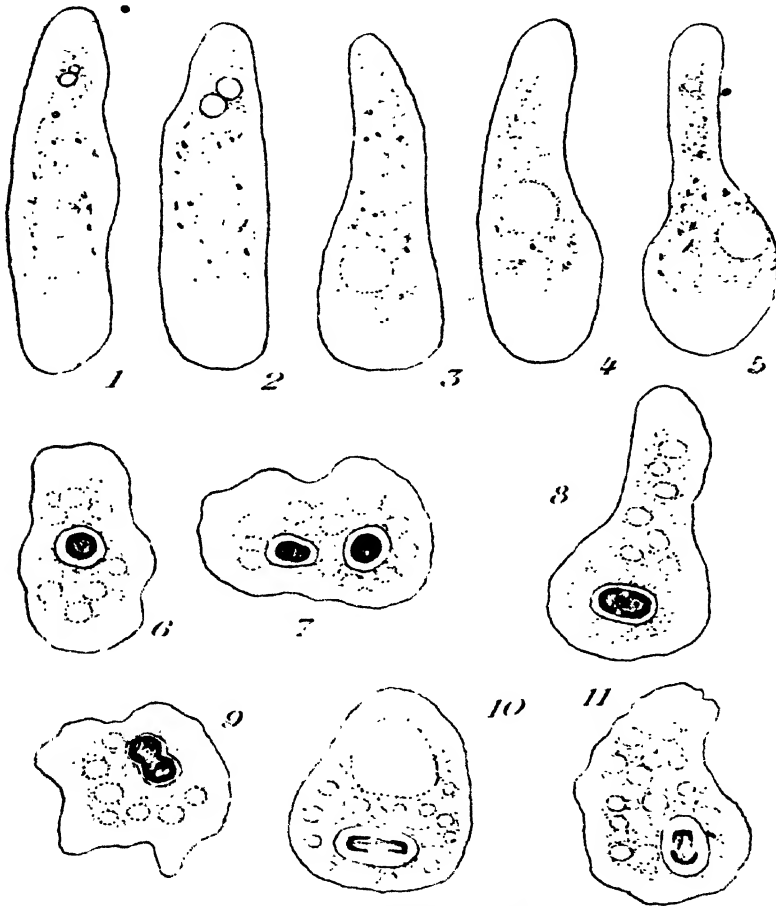
La division nucléaire semble se faire par un simple allongement du noyau, suivi d'un étranglement et sans modification de la structure (T. II, fig. 8-10).

Il faudrait cependant de nouvelles observations avant d'admettre la chose définitivement.

Il est possible, en effet, que les aspects que nous avons rencontrés se rapportent à de simples modifications dans la forme du noyau, sans rapport avec la division ; pour trancher la question, il eût fallu constater, en même temps, une bipartition du corps ; comme les préparations renfermaient une assez grande proportion d'individus à deux noyaux, on est amené à supposer que cette bipartition n'est pas toujours en relation directe avec la division nucléaire (T. II, fig. 7).

Il n'est guère possible d'admettre en l'état des choses que toutes les modifications que nous venons d'indiquer dans la structure du noyau et son mode de division chez l'*Amœba*

limax puissent dépendre uniquement des conditions du milieu; nous ne connaissons pas jusqu'ici de transformations aussi étendues de l'appareil nucléaire.



T. II. *Amœba limax* vte s.

Mais si les variétés que nous venons de décrire sont appelées à prendre rang d'espèces, il est bien évident que dans la pratique courante personne ne songera à les reconnaître. En effet, l'étude de la division nucléaire, à moins

pas permis de pousser plus loin l'étude de son appareil nucléaire ; nous devons la laisser sous le nom général d'*Amœba limax*, sans pouvoir la ranger dans l'une ou l'autre des variétés précédemment indiquées.

Une autre Amibe du type *limax*, cultivée dans du liquide de Knop, nous a donné, à côté de kystes ordinaires, d'autres kystes ayant une structure quelque peu différente (T. IV, fig. 3-4) ; il existe une première membrane à double contour ; une seconde membrane, séparée de la première par un intervalle plus ou moins grand, recouvre directement le protoplasma ; celui-ci a donc subi une contraction au cours de la formation du kyste, abandonnant autour de lui une substance gélatineuse ; celle-ci forme dans l'intervalle qui sépare les deux membranes des stries concentriques. Ce sont les kystes les plus gros qui possèdent ainsi une double membrane ; mais après la contraction, la sphère de protoplasma a un diamètre de 10 μ environ, comme dans les kystes ordinaires.

Nous ne voyons jusqu'à présent dans cette structure différente des kystes qu'une simple modification dans le développement d'une seule et même espèce.

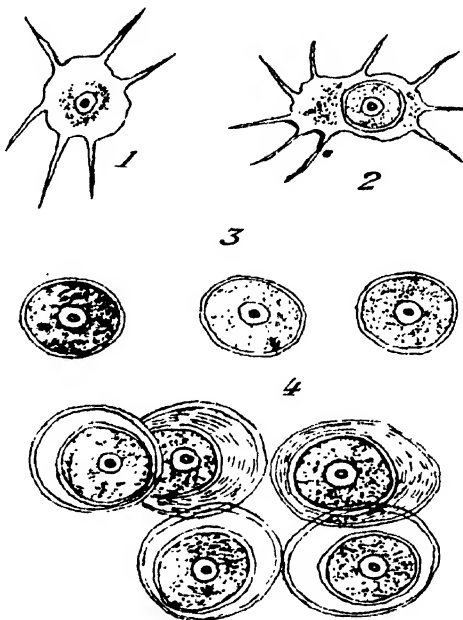
Il n'en est pas de même des phénomènes observés par Beyerinck dans son *Amœba nitrophila* (1).

Cette Amibe est du type *A. limax* ; pour l'enkystement elle conserve sa forme générale, mais le protoplasma se condense au centre en une spore qui se recouvre d'une double membrane, exospore et endospore ; chaque Amibe peut ainsi donner naissance, à son intérieur, à un ou deux kystes.

Ces faits sont assez singuliers ; ils constituent une exception pour le groupe ; ce n'est pas sans peine que nous admettons l'observation ; elle appelle une vérification. On peut, en effet, se demander si on ne se trouve pas en face de

(1) Beyerinck : *Kulturversuche mit Amoben auf festen Substr.* (Cent. f. Bak. a. Parasit., Bd. XIX, Bd. XXI).

kystes à double membrane, dans lesquels la membrane externe aurait conservé plus ou moins l'apparence de l'Amibe et sa forme. Nous ajouterons que nous avons rencontré des kystes appartenant au *Cochliopodium bilimbozum* et à l'*Amœba limax* et qui étaient englobés par des *Nuclearia* (T. IV, fig. 1-2); cela donnait l'apparence d'une cellule à spores endogènes. Nous considérons, jusqu'à nouvel ordre, comme peu vraisemblable, le fait pour une Amibe de pouvoir former deux spores endogènes dans la même cellule, par un procédé si différent de celui que nous connaissons chez les autres espèces.



T. IV. Fig. 1-2. *Nuclearia simplex*; 2. Individu ayant englobé un kyste d'Amibe; 3-4. Kystes d'*Amœba limax*.

B) LA PAROI DU KYSTE MONTRE PLUSIEURS PORES.

1° *Amœba punctata* sp. nov.

(T. V, fig. 1-15.)

Cette espèce s'est développée dans une assiette remplie d'eau où nous avons mis ensemble de la terre de jardin et des fragments de pomme de terre.

L'étude en a été faite pendant les vacances de 1909 dans notre petit laboratoire de vacances à Ségrie (Sarthe).

Par sa forme et son mode de locomotion, elle ne se distingue guère du type *limax* ordinaire ; on peut s'en rendre compte, d'après les figures 1 à 7 qui représentent les changements successifs de forme qui se sont produits durant la marche dans l'espace de deux minutes environ (T. V, fig. 1-7).

Les individus se nourrissent de Bactéries que l'on trouve dispersées dans le protoplasma ou réunies par petits paquets.

Le noyau ne se distingue pas de celui de l'*A. limax* ; son mode de division n'a pas été observé.

Le mode de formation des kystes est intéressant à suivre ; le corps s'arrondit ; le protoplasma renferme quelques vacuoles qui changent assez rapidement en nombre et en position, ainsi que le représentent les fig. 8-10, T. V. La surface, qui est d'abord lisse, se recouvre de petites granulations qui ne sont probablement pas autre chose que des résidus bactériens de digestion ; ces granulations se trouvent repoussées par une sécrétion gélatineuse qui forme une zone externe incolore.

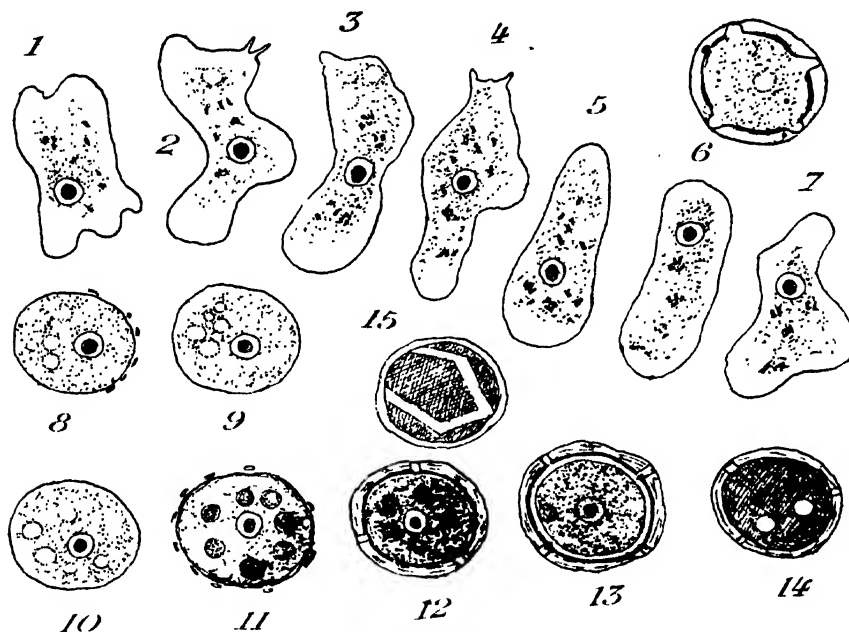
Sous cette zone, le protoplasma se recouvre d'une membrane solide, plus ou moins épaisse, qui se colore assez rapidement en brun ; elle est tapissée en dedans, semble-t-il, d'une mince endospore incolore.

L'exospore montre un certain nombre de places circulaires au niveau desquelles elle reste incolore ; ces punctuations se continuent dans la zone gélatineuse par une sorte de canal (T. V, fig. 12-14). Nous avons cru voir dans certains kystes que la partie non colorée de l'exospore correspondait, non à une simple ponctuation, mais à de véritables sillons (fig. 15).

Cette espèce est également favorable à l'étude des chromidies.

Au moment où le corps s'arrondit pour l'enkystement, le noyau occupe le centre ; tout autour apparaissent de gros globules homogènes, réfringents, bien distincts du protoplasma ; leur nombre est variable ; ils sont aussi gros que le

noyau (T. V, fig. 11-12) ; leur diamètre atteint parfois $3\ \mu$. On pourrait croire, d'après leur aspect, qu'il s'agit de corpuscules oléagineux ; mais il n'en est rien. L'acide osmique les laisse incolores ; par contre, l'hématoxyline leur communique une teinte plus foncée qu'au protoplasma ; ces



T. V. *Amoeba punctata*, fig. 1-15.

corpuscules sont évidemment de nature albuminoïde ; après fixation et coloration, ces éléments sont séparés du protoplasma par un intervalle incolore.

Ces corpuscules chromatiques disparaissent peu à peu, et dans le kyste mûr, il n'existe plus autour du noyau central qu'un protoplasma granuleux.

L'intérêt de ces chromidies dont nous avons signalé également la présence dans les kystes de l'*Amoeba limax*, porte sur l'interprétation qui a pu leur être donnée par certains auteurs.

Il est absolument certain que dans les cas examinés par nous, les chromidies sont des formations indépendantes du noyau.

Ou Hartmann et les auteurs qui l'ont suivi, attribuent aux chromidies un rôle important dans les phénomènes d'autogamie des Amibes.

On doit se demander, après nos observations, si ces auteurs n'ont pas été induits en erreur par des corpuscules colorables semblables à ceux que nous venons de décrire ; nous discuterons cette question en détail un peu plus tard.

Amœba Guttula Dujardin

Cette Amibe ressemble à l'*Amœba limax*, dont elle ne diffère guère que par ses dimensions plus petites.

Penard lui attribue une taille de 30 à 35 μ ; les deux formes que nous allons décrire avaient l'une en longueur 20 μ , alors que la seconde ne dépassait guère 12 μ . Nous sommes d'ailleurs de l'avis de ce savant qui considère que tout un groupe d'Amibes est compris sous cette désignation ; nous pensons même que ce groupe est réuni à celui qui est désigné sous le nom d'*Amœba limax* par une foule d'espèces intermédiaires.

1^o *Amœba guttula* v^{le} α .

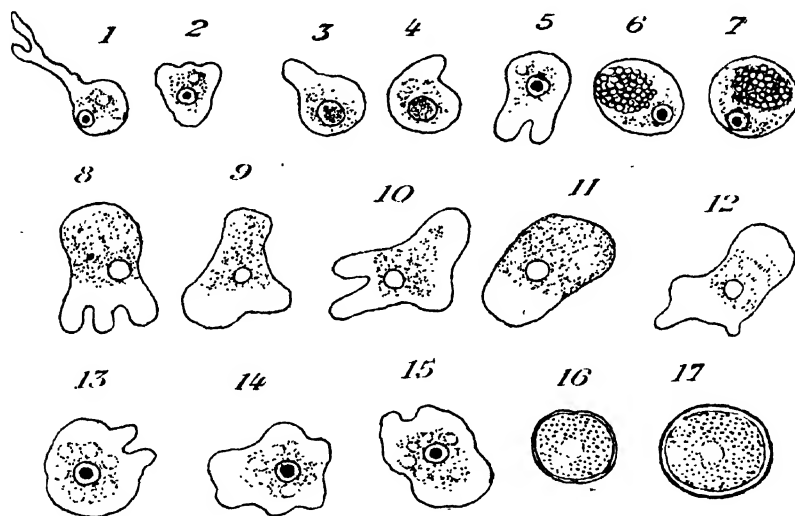
(T. VI, fig. 4-7.)

Cette Amibe est la plus petite que nous ayons rencontrée : longueur, 12 μ ; largeur 4 μ ; sous la forme arrondie, le diamètre est de 6 à 7 μ .

Elle s'est développée dans du liquide de Knop, placé dans un endroit faiblement éclairé, et le voile blanc superficiel qui s'était formé ne comprenait, en dehors de l'Amibe, qu'un mycélium très fin et en apparence une seule espèce de Bac-

térie à éléments très courts ; cette Bactérie se présentait sous la forme dissociée, la forme diplocoque et l'aspect de chaînettes à 6 ou à 12 éléments.

L'Amibe progressait à l'aide de son pseudopode unique qui souvent se dichotomisait après s'être étalé ; ce pseudopode était susceptible de s'allonger beaucoup, et même de se ramifier (T. VI, fig. 1-2).



T. VI. *Amœba guttula* v^{le} α. Fig. 1-7. — *Amœba guttula* v^{le} β. Fig. 8-17.

Cette Amibe nous a présenté une particularité intéressante : beaucoup d'individus renfermaient une sorte de grosse sphère ressemblant à un germe endogène (T. VI, fig. 6-7). Ces germes endogènes ressemblaient à ceux que nous avons rencontrés chez beaucoup d'organismes, et en particulier dans les Amibes du *Sappinia pedata* (1).

On aurait pu croire que ces germes endogènes n'étaient

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Acrasiées* (le Botaniste, série V).

autre chose que les Bactéries ingérées par l'Amibe et contenues dans une vacuole nourricière unique.

Mais, en observant les choses de plus près, on ne tarde pas à reconnaître qu'il s'agit d'une véritable épidémie ; les Amibes, qui sont envahies, ne montrent plus finalement, en dehors du germe endogène, qu'un peu de protoplasma avec le noyau.

Ces germes endogènes m'ont paru constitués par un microcoque, comme ceux du *Sappinia pedata*, avec lesquels ils présentent une grande ressemblance ; nous aurons l'occasion d'en décrire de semblables chez une Monadinée.

La structure du noyau, dans cette Amibe, est intéressante ; souvent on ne distingue qu'un nucléole au centre du noyau ; mais beaucoup d'individus montrent nettement une autre différenciation. Le noyau, dans ce cas, présente : 1° une membrane nucléaire ; 2° une zone étroite incolore ; 3° une sphère centrale assez chromatique ; 4° un petit corpuscule chromatique très bien délimité et occupant une position excentrique à la surface de la sphère (T. VI, fig. 3-4).

Pour interpréter la valeur de chacune de ces parties, il aurait fallu suivre le mode de division ; mais la petitesse du noyau est telle que la chose est presque impossible. Certains aspects font croire cependant que cette division se fait comme dans l'*Amæba limax* v¹⁰ α .

2° *Amæba guttula* v¹⁰ β .

(T. VI, fig. 8-17.)

Cette Amibe s'est montrée dans une infusion ; sa longueur était de 20 μ sur une largeur de 7 μ .

Le mouvement se fait de la manière ordinaire : en 1/2 minute, on peut voir le pseudopode s'étaler, se bifurquer ou même se trifurquer, puis redevenir simple pour se loper à nouveau (T. VI, fig. 8-12).

Le noyau possède la structure que nous avons décrite

dans l'*Amœba limax* : le mode de division est probablement le même si nous en jugeons par un des stades rencontrés, celui de la plaque équatoriale.

Les kystes rappellent aussi ceux de l'*Amœba limax* ; toutefois nos dessins ne font pas mention de la membrane externe gélatineuse ; il est probable qu'elle est plus mince et qu'elle a échappé à notre observation.

Les kystes, d'un diamètre de 10 à 12 μ , n'ont qu'un seul noyau central et le cytoplasme est finement granuleux.

SECTION II

Amibes à téléomitose normale.

Ces Amibes possèdent un mode de division tout à fait semblable à celui que nous avons décrit autrefois chez les Chlamydomonadinées, les *Pandorina*, etc. ; il ressemble aux mitoses des algues, et sauf la petitesse des chromosomes, on peut le comparer tout à fait à la karyokinèse des organismes supérieurs ; il n'existe pas de calottes polaires formées par la bipartition du nucléole, comme la chose se voit chez l'*Amorba limax* et ses variétés ; le nucléole disparaît pendant la division, et il se reforme dans les nouveaux noyaux ; les chromosomes sont distincts depuis le début de la prophase jusqu'à la fin du stade tonnelet ; la répartition de la chromatine aux noyaux-frères se fait beaucoup plus exactement que pour les espèces de la forme *A. limax*.

Nous nous demandons si ce fait d'une répartition plus exacte de la chromatine aux cellules-filles n'a pas pour effet immédiat de fixer d'une façon plus exacte les dimensions et les caractères des individus.

Dans les deux espèces que nous allons étudier, et qui possèdent cette téléomitose normale, nous n'avons point trouvé ces variations de taille qui sont si fréquentes dans les cultures d'*Amœba limax*, et qui en rendent l'étude spécifique si difficile.

Nous rappelons que pour l'une des espèces, nous avons pris date par une note préliminaire insérée aux comptes rendus (1).

1° *Amœba Gleichenii* Duj.

(Pl. III, fig. 1-26.)

Nous avons désigné sous ce nom, afin de ne pas multiplier les espèces, une Amibe qui s'est développée dans une infusion rendue nutritive avec du pain.

Cette espèce se présente sous deux aspects principaux : sous la forme allongée, ses dimensions sont en longueur 40 μ , en largeur 20 à 25 μ , sous la forme arrondie, le diamètre est de 30 μ environ et de nombreux pseudopodes courts, épais, formant autant de lobes, rayonnent autour de la surface du corps ; souvent aussi le corps s'aplatit et il n'existe alors qu'un ou deux larges pseudopodes (Pl. III, fig. 1-5).

La séparation en endoplasme granuleux et en ectoplasme hyalin est très nette ; la proportion d'ectoplasme est relativement assez grande ; on observe une vacuole contractile à la limite de l'endoplasme.

Nous avons pu suivre sans trop de difficultés la division du noyau dans cette espèce ; chez les autres Amibes que nous avons rencontrées, la division du noyau n'avait lieu que pour la bipartition du corps ; ici, elle se produit également à la formation du kyste. N'ayant remarqué aucune différence entre ces deux mitoses, nous ne donnerons qu'une description.

Le noyau, au stade de repos, est muni d'une membrane nucléaire et d'un gros nucléole central ; l'intervalle compris entre le nucléole et la membrane est rempli par du nucléoplasme sensiblement homogène (Pl. III, fig. 5, 9).

(1) P.-A. Dangeard : *La téléomitose chez l'Amœba Gleichenii* (Comptes rendus, Acad. Sc., n° 24, t. CXXXV, 15 décembre 1902).

A la prophase, le nucléole se vacuolise, devient spongieux; le noyau augmente de volume et le nucléoplasme devient d'aspect granuleux et un véritable spirème ne tarde pas à apparaître. Après disparition complète du nucléole, on voit le spirème se fragmenter en segments chromatiques; ils sont allongés en forme de petits rubans sinueux et entremêlés les uns dans les autres. Ces chromosomes sont plongés dans une substance sensiblement homogène qui va donner directement le fuseau achromatique par allongement du noyau (Pl. II, fig. 9-15).

Nous n'avons vu aucune trace de centrosomes aux pôles du fuseau.

Les chromosomes se groupent sur le plan équatorial du fuseau en devenant globuleux; nous en avons compté environ une vingtaine; ce sont de fines granulations chromatiques, et la numération en est particulièrement difficile. Toutes nos figures à cet égard ne semblaient pas exactement concordantes, et il nous faudrait d'autres matériaux et un nouvel examen pour préciser davantage (Pl. III, fig. 16-17).

La métaphase représente des modifications en sens inverse de celles qui viennent de se produire; les chromosomes, après une bipartition dont il est impossible de fixer le sens, se séparent en deux groupes qui s'éloignent l'un de l'autre; le tonnelet s'allonge beaucoup (Pl. III, fig. 18-20).

S'il s'agit de la période de multiplication, c'est au moment où le corps de l'Amibe s'étrangle pour la bipartition, que le tonnelet se sépare en son milieu, chaque groupe de chromosomes entraînant avec lui une part correspondante de la substance achromatique du fuseau (Pl. III, fig. 6-8).

Dans la division du noyau, à l'intérieur du kyste, les deux extrémités du tonnelet viennent buter jusqu'au contact de la paroi.

Les chromosomes, qui sont restés sur un seul plan pendant le stade tonnelet, reprennent l'aspect fibrillaire et s'unissent en un nouveau spirème; ce spirème se trouve inclus dans la

substance achromatique du fuseau autour de laquelle la membrane nucléaire, qui a plus ou moins disparu pendant la mitose, se reforme nettement.

Le nucléole ne tarde pas à se montrer au centre du noyau, alors que le spirème devient indistinct dans le nucléoplasme : les deux noyaux frères ont repris la structure du stade de repos (Pl. III, fig. 20-22).

Les kystes de cette espèce sont intéressants à étudier, et nous regrettons vivement de n'avoir pu soupçonner, au moment où nous avons fait cette recherche, les phénomènes d'autogamie signalés récemment.

Il semble cependant certain que notre espèce montre un acheminement vers les conditions de sexualité qui se trouvent réalisées dans les *Entamoeba*.

En effet, les diverses espèces d'Amibes du type *A. limax* et *A. guttula*, ne présentent au moment de l'enkystement aucune division nucléaire.

Ici, au contraire, nous trouvons d'une façon constante cette division nucléaire qui est suivie chez les *Entamoeba* d'une fusion sexuelle, et qui fournit par conséquent plus ou moins directement les noyaux copulateurs (1).

Nous allons maintenant soulever un problème dont la solution exigera sans doute les efforts réunis de nombreux observateurs.

L'apparition de l'autogamie est-elle en relation directe avec l'existence d'une téléomitose normale ?

Les amibes du type *A. limax* me paraissent présenter dans la répartition de leur chromatine une infériorité manifeste ; quelques espèces sont en voie, il est vrai, d'acquérir une téléomitose normale qui se trouve réalisée chez l'*Amoeba Gleichenii* ; mais dans celles qui ont un nucléole annulaire, la division nucléaire paraît se rapprocher de l'amitose.

On peut donc se poser la question de savoir si la repro-

(1) Hartmann : *Autogamie bei Protisten* (Archiv. f. Prot., Bd. XIV, p. 284).

duction sexuelle est compatible avec l'amitose ou si elle est liée à l'existence de la téléomitose ; les espèces d'*Entamoeba* qui sont autogames devront être particulièrement étudiées à ce point de vue.

On doit souhaiter également que la question des divisions réductionnelles qui sont indiquées comme précédant la copulation des noyaux soit revue avec soin.

Quelques zoologistes ont une tendance à penser que les divisions réductionnelles doivent précéder l'acte copulateur chez les organismes inférieurs comme chez les Métazoaires ; or, on connaît déjà de nombreux exemples où la division de réduction suit la formation de l'œuf au lieu de la précéder (Ascomycètes, Basidiomycètes, *Chlamydomonas*, *Zygnema*).

Notre étude de l'*Amoeba Gleichenii* a été faite, ainsi que les dessins qui l'accompagnent, avant la description des phénomènes d'autogamie chez les *Entamoeba*. Or nous avons figuré, à côté du noyau en division dans le kyste, des corpuscules chromatiques qui rappellent de très près ceux que l'on attribue aux divisions réductionnelles dans l'*Amoeba albida* et l'*Entamoeba coli* (Pl. III, fig. 18-19).

Ces corpuscules sont d'autre part analogues aux chromidies de l'*Entamoeba tetragena*.

Or ces corpuscules chromatiques, qui apparaissent au moment de l'enkystement dans le cytoplasme de l'*Amoeba Gleichenii* et qui disparaissent plus tard, n'ont aucune relation directe avec le noyau et sa division. On devra donc vérifier avec soin les faits annoncés par Hartmann, Nägler, etc., au sujet d'une réduction chromatique chez les Amibes (1).

Nous allons maintenant indiquer le développement des kystes.

Ces kystes sont exactement sphériques ; leur diamètre est de 25 μ .

La membrane est d'abord mince : elle s'épaissit plus tard

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 281-282.

et montre alors des sortes de ponctuations arrondies. A l'intérieur, le cytoplasme, qui au début renfermait des globules réfringents (Pl. III, fig. 19), se montre de plus en plus dense et finement granuleux. Cet état se trouve réalisé au moment où la bipartition du noyau s'achève.

Nous avons noté que les deux noyaux ont leur gros nucléole plus ou moins spongieux : ils sont plus ou moins rapprochés.

D'après ce qui a été décrit chez les *Entamoeba*, on pourrait croire que ces deux noyaux sont destinés à copuler.

Il n'en est rien, ainsi que nous avons pu nous en assurer.

Ces kystes à deux noyaux présentent extérieurement à leur membrane une enveloppe gélatineuse à surface lisse ou bosselée ; malgré la présence de cette enveloppe, on réussit encore à voir les quelques ponctuations de la membrane.

Nous avons observé une bipartition de ces kystes qui n'étant pas accompagnée d'une division nucléaire, donne des cellules uninucléées : celles-ci sont le point de départ des nouvelles Amibes (Pl. III, fig. 26).

L'étude de cette espèce offre un grand intérêt : dans les kystes, deux noyaux sont en présence, comme chez l'*Entamoeba coli* ; mais ces noyaux ne se fusionnent pas : chaque énergide reprend son individualité. Dans l'*Entamoeba coli*, au contraire, ces deux noyaux continuent à se diviser, d'une façon qui n'est pas encore complètement élucidée jusqu'à donner quatre noyaux de gamètes s'unissant par paires (1). L'*Amarba Gleichenii* forme donc un terme de transition entre les espèces dont le kyste est de nature purement végétatif et celles dont le kyste est le siège d'une fécondation.

(1) Hartmann : *Loc. cit.*, p. 292.

2° *Amœba Chattoni* sp. nov. (1).

(Pl. IV, fig. 1-19.)

Cette espèce est apparue en assez grande quantité à l'intérieur du liquide de Knop, renfermant des *Chlorella*, quelques petits Flagellés et une Bactérie ; elle se nourrissait de tous ces organismes, en s'attaquant de préférence à la Bactérie.

Les figures 1 à 9 (Pl. IV) montrent les changements de forme qui se sont produits chez un même individu dans l'espace de six à sept minutes ; on voit que dans cette espèce l'ectoplasme hyalin est abondant ; qu'il s'étale en nappe de laquelle partent des pseudopodes filiformes ; l'endoplasme renferme de nombreuses Bactéries disséminées un peu partout ; dans le cas où l'individu ingère un flagellé ou une petite algue, il se forme autour une vacuole digestive.

La vacuole contractile se forme par la fusion de trois ou quatre plus petites, qui se réunissent d'abord en deux plus grosses, avant d'en former une seule : celle-ci occupe la partie postérieure du corps ; d'une systole à l'autre, il s'écoule trois minutes environ.

Les résidus digestifs, et en particulier les microbes, sont abandonnés à la partie postérieure du corps (Pl. IV, fig. 5).

Le noyau occupe le centre de l'endoplasme : il est formé par un nucléole central entouré d'une zone de nucléoplasme : celle-ci, au moment de la division, est granuleuse (Pl. IV, fig. 10).

Nous n'avons rencontré que le stade tonnelet, mais son aspect ne laisse aucun doute sur l'existence d'une téléomitose normale dans cette espèce ; les chromosomes sont au nombre de 4-6 ; quoiqu'ils se détachent bien, il est difficile de les compter exactement à cause de leur petitesse ; le

(1) Nous dédions cette espèce à M. Chatton, de l'Institut Pasteur.

protoplasma du tonnelet est hyalin ; autour se trouve du cytoplasme alvéolaire (Pl. IV, fig. 11).

L'Amibe a formé de nombreux kystes ; le corps s'arrondit ; le protoplasma finement granuleux renferme plusieurs vacuoles qui entourent le noyau ; ces vacuoles disparaissent (Pl. IV, fig. 12-14) ; le kyste est alors complètement sphérique ; la membrane qui l'entoure s'épaissit ; c'est à ce moment qu'on aperçoit dans le protoplasma un grand nombre de sphères chromatiques qui se montrent elles-mêmes avec une structure granuleuse (Pl. IV, fig. 15-17).

Le noyau unique occupe toujours le centre du kyste ; il n'a subi aucune modification.

Il est impossible de trouver dans ces éléments chromatiques transitoires, dans ces chromidies, une relation d'origine ou de parenté avec les noyaux eux-mêmes, ainsi que l'admettent certains savants qui se sont occupés du développement des Amibes.

La zone externe mucilagineuse du kyste est plus ou moins épaisse ; *sa surface est mamelonnée* ; dans les kystes un peu âgés, le protoplasma est finement granuleux dans toutes ses parties (Pl. IV, fig. 16-18).

3° *Amæba paradoxa* sp. nov.

(Pl. IV, fig. 20-30.)

Nous indiquerons ici brièvement sous ce nom les caractères d'une espèce polymorphe qui fait le passage aux plasmodes de Myxomycètes.

Les Amibes ont une grosseur très variable ; la plupart ne possèdent qu'un noyau ; d'autres en ont deux, et quelques-unes en renferment jusqu'à six ou sept. Le protoplasma renferme de nombreuses vacuoles (Pl. IV, fig. 20-25).

Les noyaux ont la structure ordinaire ; ils se divisent par téléomitose ; nous avons rencontré deux stades très

nets, celui de la plaque équatoriale et une phase tonnelet (Pl. IV, fig. 26-27).

Les kystes sont sphériques ; leur diamètre est très variable (Pl. IV, fig. 28-30) ; les uns ne possèdent qu'un noyau ; beaucoup en ont deux ; lorsque ceux-ci sont rapprochés, on pourrait croire à une fusion prochaine : nous ne croyons pas cependant qu'il y ait copulation.

Le protoplasma finement granuleux est entouré par une membrane jaunâtre qui est elle-même parfois recouverte d'une zone mucilagineuse externe.

En somme, il serait bon de reprendre l'étude de cette espèce, à cause des affinités qu'elle semble marquer du côté des Myxomycètes ; c'est simplement à ce titre que nous la signalons ici.

SECTION III

La division du noyau n'a pas été observée.

1° *Amæba viridis* Leidy.

(T. VII, fig. 1-3.)

Nous avons pu examiner plusieurs centaines d'Amibes appartenant à cette espèce : aucune n'était en division.

Cette espèce a de grandes dimensions : sous la forme allongée, la longueur atteint 140 μ et davantage, la largeur étant de 40 à 50 μ : sous la forme arrondie, certains individus avaient un diamètre de 150 μ .

Le cytoplasme, pendant le mouvement, s'étale en une large nappe mince qui s'échancre en lobes de formes variables ; le flot d'endoplasme y glisse rapidement avec ses fines granulations et ses zoochlorelles.

Le nombre des zoochlorelles varie avec les individus : il est facile de mettre en évidence le noyau de ces algues et leur pyrénôïde ; la structure ne diffère en rien de celle que nous avons décrite dans le *Paramæcium bursaria*.

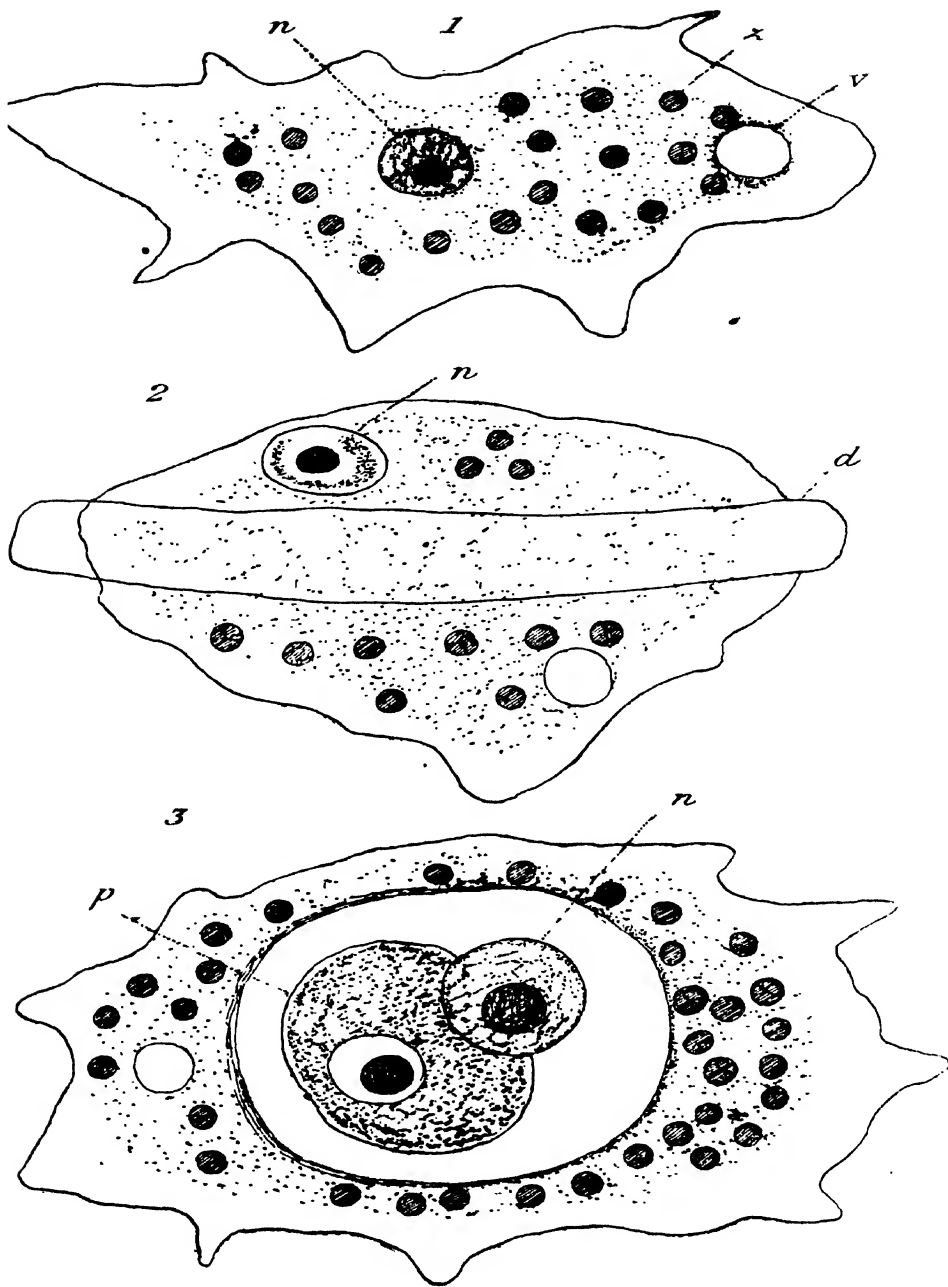
Ces algues sont dispersées sans ordre à l'intérieur du corps et jusqu'au contact immédiat de la surface.

Nous avons assisté à l'expulsion de gros corpuscules au nombre d'une dizaine qui se trouvaient un instant auparavant disséminés au milieu du corps. Ces corpuscules ont été transportés brusquement vers la surface où ils se sont trouvés réunis dans une très grande vacuole ; cette vacuole n'était séparée de l'eau extérieure que par une mince couche de cytoplasme ; à cette couche se trouvait adhérente une zoochlorelle qui proéminait dans la vacuole. Lors de la rupture de la vacuole pour l'expulsion des corpuscules, la zoochlorelle n'a pas été rejetée ; elle est revenue à l'intérieur du corps.

Après fixation à l'alcool absolu et coloration à l'hématoxyline, le corps de l'Amibe semble être limité par une véritable membrane, tant le cytoplasme intérieur est fluide, clair et achromatique.

Chez certains de ces individus fixés, on dirait vraiment que le cytoplasme tout entier est un liquide peu différent de l'eau ; mais chez les autres, on peut faire la distinction entre le cytoplasme légèrement chromatique qui renferme les zoochlorelles et de grandes vacuoles qui se divisent en vacuoles ordinaires et vacuoles nourricières ; celles-ci atteignent parfois de très grandes dimensions, 30 à 40 μ et davantage ; nous avons même rencontré une Amibe qui avait ingéré une conjugée d'une longueur de 120 μ ; les deux extrémités débordaient de chaque côté le corps de l'Amibe (fig. 2, T).

Nous en avons rencontré une autre qui renfermait dans une très grande vacuole et au centre une sphère de 40 μ de diamètre. Le protoplasma de cette sphère était très dense ; un peu en dehors du centre se trouvait un noyau ayant 14 μ de diamètre ; ce noyau possédait un gros nucléole chromatique entouré par une zone incolore. Nous pensons qu'il s'agissait d'un parasite du protoplasma et non d'un organisme ingéré comme aliment ; ce qui nous confirme encore



T. VII. *Amœba viridis*, fig. 1-3.

dans cette idée, c'est que le noyau de l'Amibe était hypertrophié ; son diamètre atteignait $25\ \mu$, alors que le diamètre ordinaire varie entre 14 et $20\ \mu$. (T. VII, fig. 3).

En l'absence de tout autre stade de développement, il est impossible de classer ce parasite.

Nous savons déjà que Grüber a observé une véritable épidémie chez l'*Amarba viridis* ; mais elle était causée par des Nucléophages, c'est-à-dire par des parasites du noyau (1).

Le noyau de l'*Amarba viridis* possède un gros nucléole chromatique, et l'intervalle assez large compris entre la membrane et le nucléole est rempli par du nucléoplasme granuleux (fig. 1, T), ou irrégulièrement chromatique.

Cette Amibe se nourrit de proies assez grosses, parmi lesquelles nous avons vu des *Chlamydomonas* et le *Trachelomonas volvocina* ; il nous a semblé également reconnaître des débris de conjuguées.

Malgré les centaines d'individus examinés, il nous a été impossible de rencontrer un seul stade de division nucléaire : nous le regrettons d'autant plus que le volume considérable du noyau aurait sans doute permis de voir nettement les diverses phases de la division.

En comparant notre description à celle de Grüber, on voit que nos deux Amibes sont bien identiques ; celle de Grüber provenait d'un envoi de *Sphagnum* venant d'Amérique ; la nôtre s'est montrée dans une récolte de Conjuguées et de Desmidiées faite à Ségrie (Sarthe), dans des tourbières.

Grüber a réussi à cultiver cette Amibe pendant plus de 10 ans dans un petit aquarium renfermant seulement 100 grammes d'eau ; la culture n'a pris fin qu'à la suite d'une épidémie de nucléophages. Dans les premières années, cette Amibe n'ingérait aucun aliment ; plus tard, elle s'est nourrie de petites algues unicellulaires, d'Euglènes, etc. ;

(1) Gruber : *Ueber Amæba viridis* (Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904, p. 67-67).

dans nos cultures, cette Amibe s'est montrée au contraire assez vorace.

Il sera intéressant de retrouver le parasite extra-nucléaire dont nous venons de signaler la présence ; on pourra alors peut-être suivre son développement.

SECTION IV

Amibes à mouvements lents du type *Pelomyxa*.

L'espèce que nous allons décrire ici s'est rencontrée dans nos récoltes d'algues en exemplaires peu nombreux ; nous n'aurions pas même songé à l'étudier si nous n'avions remarqué à la surface du corps de singulières productions filamenteuses.

En consultant la bibliographie, nous avons constaté que ces filaments avaient donné lieu à de singulières méprises ; ce sont ces erreurs qu'il s'agit de faire disparaître définitivement, en faisant mieux connaître un groupe de parasites encore très mal étudiés.

Pelomyxa vorax sp. nov.

(Pl. V, fig. 1-5.)

Nous avons eu beaucoup de peine à classer cette Amibe et nous avons longtemps hésité entre le groupe des Amibes voisines de l'*Amæba proteus* et le groupe des *Pelomyxa*. L'*A. proteus* a été souvent décrite, mais il semble bien que les auteurs n'ont pas toujours eu en vue la même espèce.

« Il sera peut-être encore bien longtemps difficile, écrit Penard, de décrire l'*Amæba proteus* d'une manière claire et précise ; fort probablement existe-t-il plusieurs Amibes autonomes, mais présentant les caractères généraux de l'*Amæba proteus* qui les feront encore longtemps prendre les unes pour les autres.

Pour moi, je considérerai ici comme *Amæba proteus* ty-

pique une grande Amibe, très changeante dans sa forme, développant suivant le moment de longs pseudopodes droits ou rameux, ou bien susceptible parfois de prendre la forme *limax* et renfermant toujours un noyau unique volumineux et ovoïde. C'est ce dernier caractère qui peut être considéré comme le plus important : l'*Amæba proteus* type a toujours un noyau ovoïde » (1).

Cette espèce serait l'une des plus communes et l'une des plus grosses. Dimensions, 300 μ et au delà. L'*Amæba villosa* de Wallich se distinguerait de la précédente par des contours plus ou moins claviformes et palmés. Penard lui attribue 200 μ avec un noyau de 36 à 38 μ . Nous trouvons encore tout à côté *Amæba nitida* Penard, espèce à un seul noyau d'un diamètre de 50 μ , et *Amæba nobilis*, qui renferme une soixantaine de noyaux.

Notre espèce a des dimensions sensiblement égales à celles qui viennent d'être données ; sous la forme contractée, nous avons noté 130 μ sur 100 μ ; d'autres individus plus allongés ont une longueur de 230 μ sur 140 μ ; enfin la longueur sous la forme *limax* atteint 300 μ sur une largeur de 60 μ ; le noyau unique a 30 μ environ.

Ce qui nous a déterminé à placer cette espèce parmi les *Pelomyxa*, c'est sa forme peu variable et ses mouvements lents. D'ailleurs, à l'heure actuelle, il n'existe aucun caractère réellement constant pour ce genre *Pelomyxa*.

La description donnée par Greef du *P. palustris* permettait au début de séparer facilement les *Pelomyxa* des *Amæba* ; les individus du premier genre renfermaient de nombreux noyaux, des bâtonnets et des « corps brillants » ; il existait dans le cytoplasme une couche serrée d'alvéoles ; mais depuis, on a reconnu que le nombre des noyaux est variable et que les corps brillants peuvent manquer ainsi que les alvéoles.

(1) Penard : *Faune rhizopodique*, loc. cit., p. 58.

Penard en est réduit à caractériser les *Pelomyxa* en ces termes : « Amibes à mouvements lents, toujours pourvues de bactéries symbiotiques. » Il est trop évident que la présence de bactéries symbiotiques ne suffit pas à limiter un genre ; on en est réduit provisoirement à considérer comme des *Pelomyxa* les grosses espèces d'Amibes dont la forme change peu et dont le mouvement est lent.

Nous rappellerons que, suivant Penard, le *Pelomyxa paradoxa*, qui a une taille de 100 à 150 μ , se présente sous deux formes, l'une à nombreux noyaux et l'autre à un seul noyau.

Les Amibes de notre espèce ne m'ont jamais présenté qu'un seul noyau très dense, chromatique, sans différenciation nette : tout au plus observe-t-on à la surface une zone étroite moins colorée que le reste.

Le protoplasma est dense et granuleux ; il renferme le plus souvent de très grosses Diatomées en nombre variable : celles-ci touchent par leurs deux extrémités à la surface du corps et produisent même parfois des saillies et des protubérances ; ces Diatomées sont entourées directement par le cytoplasme. En tout cas, nous n'avons pas vu de vacuoles alimentaires.

Cette espèce n'aurait présenté ici qu'un faible intérêt si elle n'avait fourni l'occasion d'établir le parasitisme de certaines formations qui ont donné lieu plusieurs fois à de singulières méprises.

Ainsi Leidy (1) a créé le genre *Ouramaba* pour deux Amibes terminées en arrière par des filaments « flexibles, cylindriques, tubulaires, inarticulés, ressemblant aux fils mycéliaux des champignons, parfaitement passifs, ni rétractiles, ni extensibles ». Plus tard, il envisage l'hypothèse de filaments mycéliens, mais il considère que la solution n'est pas définitive, car ces filaments ne prennent pas naissance

(1) Leidy : *Freshwater Rhizopodes of N. America*, 1879.

aux dépens d'un mycélium renfermé dans le plasma de l'animal.

Korotneff, de son côté, a décrit sous le nom de *Longicauda amarbina* (Pl. XXXV, fig. 3-6) une Amibe, caractérisée par la présence de ramuscles dans sa partie caudale (1).

La queue, dit-il, est triple : ses trois parties sont complètement indépendantes et ont la forme des cornes ramifiées d'un œuf. La longueur de la queue est de 0 mm 001, avec une largeur moyenne de chaque branche de 0,002. Les ramuscles de la queue se présentent irrégulièrement courbés, ayant une largeur différente sur les différents points de leur parcours, et se terminant par des extrémités arrondies. Les ramuscles s'étranglent en forme de grains de chapelet, ce qui commence ordinairement par l'extrémité. Puis le contenu plasmique intérieur de ces épaississements se sépare et se transforme en de petites masses en forme de cubes qui changent bientôt leur consistance plasmique granuleuse et deviennent fortement réfringentes.

Ce savant rapprochait ces formations des tentacules et des suçoirs ramifiés non rétractiles des Acinétiens.

Penard a revu ces formations dans l'*Amarba nobilis*, qu'il considère maintenant comme la forme à nombreux noyaux de l'*A. nitida* uninucléée : il a cru constater que les filaments sont plongés dans le protoplasma pour $1/2$ de leur longueur, avec un petit boyau basal ou une sorte de corne. Le plasma de l'extrémité, fragmenté, simule des partitions véritables, et chacune a généralement une encoche.

Ce savant se range à l'hypothèse de parasitisme ; il a d'ailleurs rencontré dans le *Pelomyxa tertiu* de Grüber de très longs filaments formant la houppe caudale ; ils sont en nombre variable, en général peu considérable, droits, légèrement ondulés et souvent s'entre-croisant. Ce sont des

(1) Korotneff : *Arch. de zool. exp.*, vol. VIII, 1879-1880.

prolongements très fins, des dents ou fibrilles caudales ; ils semblent être comparables à une matière visqueuse qui se serait étirée en fils. La longueur est variable, mais elle peut égaler celle de l'animal tout entier. Il faudrait voir dans ces filaments un caractère spécifique de l'espèce.

Il est certain que parmi les filaments décrits par les auteurs, il y en a de plusieurs sortes.

Une étude monographique devra faire nettement la différence entre les filaments d'aspect variable qui peuvent être produits par les Amibes et ceux qui sont réellement parasites.

Nous allons nous contenter ici de donner la *preuve du parasitisme* de certaines de ces formations à nature douteuse.

Elles s'étaient développées en assez grand nombre sur notre *Pelomyxa* ; nous avons observé plusieurs stades.

Sur l'une des Amibes, les filaments étaient encore jeunes pour la plupart (Pl. V, fig. 4) ; leur diamètre est de 2 à 3 μ ; ils sont cylindriques, non ramifiés ; les plus courts ne renfermaient encore qu'un noyau unique ; d'autres en possédaient deux : quelques-uns en avaient quatre. Ces noyaux, qui atteignent presque le diamètre des filaments, ont la structure ordinaire du noyau des mycètes ; ils ont un nucléole central, une membrane nucléaire et du nucléoplasme plus ou moins homogène ou granuleux ; le protoplasma montre des vacuoles entre les noyaux.

Ces formations sont, à notre avis, fixées à la surface du corps ; nous n'avons vu à ce niveau ni disque adhésif ni suçoir ; la base du filament plus ou moins rétrécie s'attache directement au corps de l'Amibe. Comme il est assez difficile de comprendre une fixation dans ces conditions, cette question de mode d'attache des filaments devra être revue.

La chose est d'autant plus importante qu'elle servira à déterminer si ces filaments sont réellement parasites à la façon des Chytridinées, ou s'il s'agit de simples commensaux.

Un point se trouve déjà nettement établi, grâce à la présence des noyaux; nous avons affaire à un organisme autonome qui a choisi cet habitat très particulier.

Nous allons maintenant étudier des états plus avancés : sur d'autres Amibes, nous avons rencontré des filaments dans lesquels le nombre des noyaux était de huit (Pl. V, fig. 3); il y avait eu par conséquent trois bipartitions successives; au delà de ce stade, nous avons rencontré un *bourgeonnement*.

La cellule provenant de ce bourgeonnement ne possède au début qu'un noyau. Nous pensons que cette cellule peut se détacher à cet état et constitue une spore qui reproduira l'organisme, mais nous avons vu, dans plusieurs cas, le bourgeon s'allonger, atteindre une longueur de 50 μ et montrer alors distinctement quatre noyaux (Pl. V, fig. 5). L'individu est alors formé de deux articles de longueur sensiblement égale et qui sont réunis par une partie très amincie. Dans ces individus à deux articles, la cellule terminale peut à son tour bourgeonner une spore analogue à celles que l'on rencontre comme premiers stades du développement.

Ces formations sont souvent au nombre de plus d'une douzaine, placées les unes à côté des autres à la partie postérieure des Amibes; celles-ci n'en continuent pas moins d'ingérer leur nourriture habituelle, c'est-à-dire de grosses Diatomées.

La structure du thalle, la reproduction par bourgeonnement, permettent de classer cet organisme parmi les Champignons; il est possible qu'ils appartiennent aux Ascomycètes; il faut attendre de nouvelles recherches avant de préciser davantage.

Nous devons maintenant nous demander si ce parasite des Amibes est identique à ceux qui avaient causé l'erreur de Leidy dans la création de son genre *Ouramæba* et celle de Korotneff pour son genre *Longicauda*.

N'ayant pu consulter le mémoire de Leidy, nous devons nous en tenir pour le premier cas à la description de Penard faite sur l'*Amœba nobilis*. Or, d'après cet auteur, le plasma de l'extrémité des filaments se fragmente, simulant des partitions véritables, et chacune a généralement une encoche. Que signifient ces partitions du cytoplasme ? S'agit-il de la formation de spores à l'intérieur d'un asque ? Toujours est-il que Penard ne signale pas l'existence d'un bourgeonnement. Si on voulait envisager l'hypothèse de l'identité des deux parasites — ce qui est improbable — il faudrait admettre que nous avons décrit le stade de multiplication asexuelle, alors que Penard aurait vu le stade ascospore.

Les figures de Korotneff sont plus faciles à interpréter. « Les ramuscules s'étranglent en forme de grains de chapelet, ce qui commence ordinairement par l'extrémité. » Le parasite est bien une Mucédinée ; elle diffère de la nôtre par sa ramification rappelant la forme des cornes d'un cerf ; les grains de chapelet ne sont autre chose que des spores. Là également, il existe une différence profonde dans la fructification de nos deux espèces.

Leidy avait décrit sur une seconde Amibe, désignée par lui sous le nom d'*Ouramœba botulicauda*, des filaments que Penard a retrouvés sur l'*Amœba proteus* : selon ce dernier auteur, l'organisme appartiendrait à un cryptogame différent.

En résumé, nous pouvons affirmer maintenant que les formations filamenteuses rencontrées par divers auteurs sur les Amibes sont au moins pour une grande partie des Mucédinées.

Nous donnons à celle que nous avons étudiée sur le *Pelomyxa* le nom d'*Amœbophilus Penardi* ; provisoirement, afin d'éviter la création d'autres noms de genre, on pourra désigner celle de Korotneff sous le nom d'*Amœbophilus Korotneffi* sp. nov. ; la troisième espèce décrite par Pénard à la suite de Leidy sera l'*Amœbophilus caudatus*.

2^e PARTIE

LES RHIZOPODES

Sans vouloir préjuger ici quels sont, parmi les organismes actuellement connus, ceux qui occupent les degrés les plus inférieurs de l'échelle des êtres, nous pouvons dire cependant que le groupe des Amibes qui vient d'être étudié doit être placé parmi ceux-là.

Si donc on considère le type Amibe comme un centre d'évolution, on peut faire rayonner autour de lui un certain nombre de lignées phylogénétiques qui sont loin d'avoir la même importance ; les unes s'arrêtent presque immédiatement ; les autres continuent un peu plus loin ; quelques-unes enfin peuvent être suivies sans trop d'interruption jusqu'aux êtres supérieurs. Occupons-nous tout d'abord des premières.

I. — LABYRINTHULEÆ.

Zopf place les *Labyrinthuleæ* à côté des *Acrasieæ* dans son groupe qui se trouve ainsi constitué :

SOROPHOREEN	{	I. <i>Acrasieæ</i>	Guttulinaceæ.
			Dictyosteliaceæ.
	{	II. <i>Labyrinthuleæ</i>	{ Labyrinthula.
			Diplophrys.

Il n'est pas douteux que les Acrasiées se reliaient au groupe des Amibes. Nous avons fait connaître autrefois un genre qui établit le passage (1). Le *Sappinia pedata*, à un certain moment, se présente sous la forme d'Amibes de grande taille que rien ne permet de différencier des espèces comprises

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Acrasiees* (le Botaniste, 5^e série, 1896).

dans le genre *Amœba* ; ce n'est que par l'ensemble de son développement, et surtout par les ressemblances qu'il présente avec les *Copromyxa*, que l'on est autorisé à le ranger parmi les Acrasiées.

Mais si, à la rigueur, pour la commodité de la classification, on peut réunir, comme le fait Zopf, les *Labyrinthuleæ* aux *Acrasiæ* dans un même groupe, il paraît certain que les deux familles ont des points de contact différents avec les Amibes : ils ne font pas partie de la même série évolutive.

Les Labyrinthulées sont des colonies d'Amibes dans lesquelles chaque cellule conserve une grande indépendance et s'enkyste individuellement ; on peut même dire qu'il n'existe pas de véritables sores au sens précis du mot.

Labyrinthula Zopfii sp. nov.

(Pl. VI, fig. 1-11.)

Le genre *Labyrinthula* a été créé par Cienkowski ; il comprend actuellement trois espèces dont deux sont marines : *L. vitellina* et *L. macrocystis*. La troisième espèce est le *L. Cienkowskii* qui vit dans l'eau douce en parasite sur les Vaucheries (1).

L'organisme que nous allons décrire ici est également une espèce d'eau douce ; voici dans quelles conditions nous l'avons rencontrée.

Nous avons ensemencé un tube à essai contenant du liquide de Knop avec un *Chlamydomonas* : cette algue s'était développée à la surface du milieu nutritif et le long des parois du tube en formant une sorte de pellicule ou de voile ; celui-ci était constitué par des colonies palmelloïdes d'aspect analogue à un *Glæocystis* : les cellules de grosseur très variable étaient isolées dans une enveloppe gélatineuse ou réunies par deux, quatre, huit ou seize dans une enveloppe

(1) Zopf : *Zur Kenntniss der Labyrinthulen* (Beitr. z. Physiol. und Morph. niederer organismen, 1892).

commune, avec des enveloppes secondaires à stries concentriques. Lorsque ces cellules se transforment en zoospores, on en trouve naturellement de toutes dimensions : le chromatophore est en cloche ; le point oculiforme est placé assez bas ; chaque zoospore porte deux flagellums. En somme, il s'agit d'un *Chlamydomonas* du type *pulvisculus*, sans qu'on puisse le déterminer plus exactement en l'absence d'une copulation de gamètes (Pl. VI, fig. 10, 12).

C'est dans cette culture que nous avons rencontré les colonies du *Labyrinthula* : nous ignorons si ce parasite est spécial aux *Chlamydomonas* ou s'il vit indifféremment aux dépens d'organismes divers. Les essais de contamination que nous avons tentés, en introduisant les spores et les colonies du *Labyrinthula* au milieu de cultures renfermant différentes algues, ne m'ont donné aucun résultat ; mais il faudrait répéter ces expériences en les variant, avant de conclure.

Les espèces de *Labyrinthula* sont considérées comme excessivement rares ; elles ne semblent guère avoir été vues que par ceux qui les ont découvertes.

Nous pouvons à ce sujet faire remarquer qu'il y a sans doute pour ces espèces une sorte de localisation d'habitat. Depuis plus de vingt ans, nous avons examiné très fréquemment soit à Caen, soit à Poitiers, de nombreuses espèces de *Chlamydomonas* et d'algues voisines ; nous avons noté soigneusement tous les parasites qui les attaquaient. Or nous n'étions pas à Paris depuis six mois que nous rencontrions dans nos cultures des êtres tout à fait nouveaux pour nous, et en particulier ce *Labyrinthula*.

Il faut d'ailleurs une certaine attention pour ne pas le confondre avec une petite Amibe et pour observer les colonies caractéristiques.

Si nous considérons le *Labyrinthula Cienkowski* décrit par Zopf, nous voyons que les Amibes ont la forme d'un fuseau ; elles ne se déforment que pour s'allonger ou se

raccourcir ; chaque pôle se prolonge par un fil très fin et qui va s'unir au pôle d'une autre Amibe ; ces fils représentent des pseudopodes qui parfois aussi se développent sur les côtés de l'Amibe pour donner de nouvelles mailles en s'anastomosant. Les Amibes se déplacent sur le réseau, et Cienkowski considérerait les fils comme une sécrétion gélatineuse destinée à guider les cellules dans leur marche ; mais Zopf a montré qu'il s'agissait de véritables pseudopodes.

Dans notre espèce, les Amibes sont moins régulièrement bipolaires ; elles ont fréquemment un contour étoilé ; les pseudopodes partant de chaque cellule sont en nombre variable (Pl. VI, fig. 1) ; on en trouve trois, quatre ou davantage ; ce ne sont point des fils raides, mais bien des prolongements du protoplasma de l'Amibe, qui s'allongent, rentrent dans le corps, se forment à une autre place, grossissent ou s'étirent en s'anastomosant de façon variable avec les pseudopodes voisins. Le corps de chaque Amibe se modifie aussi constamment, et nous avons dessiné les aspects successifs d'une colonie au cours d'une observation d'un quart d'heure environ ; on y remarque des changements lents dans la position des pseudopodes et dans le contour de chaque Amibe (Pl. VI, fig. 1-4). Assez souvent, nous avons vu se former le long d'un pseudopode principal des sortes de prolongements en lobes capités qui ne paraissent pas avoir de signification spéciale.

L'aspect des colonies, leur parasitisme sur des *Chlamydomonas* nous semblent justifier la création d'une espèce nouvelle, à laquelle nous désirons attacher le nom de Zopf.

Nous allons maintenant passer en revue la structure des cellules, le mode de nutrition des colonies et la reproduction.

La structure de chaque cellule est celle d'une Amibe à protoplasma réfringent, granuleux par place ; on y voit nettement une petite vacuole contractile qui apparaît et

disparaît deux ou trois fois par minute. Après fixation et coloration, on distingue dans chaque Amibe un noyau très petit, mais dans lequel on remarque cependant une membrane nucléaire et un nucléole.

Le mode de nutrition est plus difficile à déterminer. Zopf, qui a observé la pénétration des Amibes du *L. Cienkowski* à l'intérieur des Vaucheries et la présence des plasmodes, soit dans les filaments, soit dans les oogones et les anthéridies, ne se prononce pas ; il ignore si les corpuscules chlorophylliens sont ingérés par les Amibes ; il a toujours vu celles-ci complètement incolores.

En résumant ce que l'on sait de la nutrition de ces êtres, Delage s'exprime de la manière suivante. La nourriture est capturée par les pseudopodes. Les Amibes pénètrent dans l'intérieur d'algues inférieures (Diatomées, Spirogyres) et les vident lentement. Peu à peu on voit les petites parcelles capturées rouler lentement le long des pseudopodes, entraînées sans doute par quelque courant protoplasmique invisible et arriver aux Amibes qui sans doute les retiennent (1).

La vérité, c'est qu'on ignore comment se fait la nutrition ; aussi avons-nous essayé d'arriver à des renseignements plus précis en ce qui concerne notre espèce.

Les Amibes, comme celles du *L. Cienkowski*, sont capables de pénétrer au travers des membranes de l'hôte ; ici, elles franchissent l'enveloppe des colonies palmelloïdes de l'algue et perforent ensuite la membrane propre de chaque cellule ; on les trouve soit à l'intérieur des cellules, soit au contact ; elles incorporent les *granules chlorophylliens* dans leur protoplasma ; nous avons constaté la présence de ces granules non seulement dans les Amibes qui se trouvaient à l'intérieur des colonies palmelloïdes, mais également dans celles qui se trouvaient à l'extérieur (Pl. VI, fig. 1-10).

(1) Y. Delage : *La Cellule et les Protozoaires*, p. 80-81.

La nutrition des *Labyrinthula* comprend donc comme chez les Amibes ordinaires l'introduction à l'intérieur du corps de particules alimentaires solides ; nous avons même remarqué une fois une Amibe de la colonie qui montrait dans son protoplasma une cellule de *Chlorella vulgaris* qu'elle avait englobée tout entière (Pl. VI, fig. 8). Ce fait, si exceptionnel qu'il soit, semble montrer que le *Labyrinthula Zopfii* peut faire sa nourriture de plusieurs algues différentes.

La multiplication des Amibes se fait par simple bipartition, comme chez les autres espèces ; à ce moment le corps montre plus nettement la forme en fuseau (Pl. VI, fig. 9).

L'enkystement a lieu comme dans le *L. Cienkowskii* : chaque Amibe rentre ses pseudopodes, s'arrondit et s'entoure d'une membrane résistante ; le protoplasma est réfringent, presque homogène ; au centre, se trouve le petit noyau nucléole (Pl. VI, fig. 11).

Nous terminerons cette description par une simple remarque sur le mouvement des Amibes dans chaque colonie.

On admet que les Amibes, pour se déplacer, contractent et rentrent le pseudopode situé du côté où elles vont, allongent au contraire celui du côté où elles viennent ; Cienkowski, lui, pensait que les Amibes glissaient sur le réseau des fils ; il est vrai qu'il considérait ceux-ci comme étant le résultat d'une sécrétion gélatineuse.

Nous avons distingué deux sortes de mouvement ; dans l'un, c'est le corps même de l'Amibe qui s'allonge dans le sens du mouvement, mais nous avons aussi observé le glissement ; il est assez rapide. Il semble bien réellement que le corps se déplace le long du pseudopode sans que celui-ci s'allonge ou se contracte ; s'il en était autrement, nous aurions vu le pseudopode changer de diamètre soit en avant, soit en arrière, tandis qu'il ne fournissait, semble-t-il, qu'un point d'appui.

Le *Labyrinthula Zopfii* est très sensible aux phénomènes d'asphyxie ; lorsqu'on le conserve sous la lamelle, on voit les Amibes retirer leurs pseudopodes ; elles s'arrondissent

plus ou moins, se séparent les unes des autres, bourgeonnent irrégulièrement et, finalement, se séparent ; la vacuole contractile continue à fonctionner très longtemps. Il est probable que ce sont des conditions analogues qui amènent l'enkystement.

Avant de rencontrer cette espèce, nous avions dans des cultures de Bactéries ferrugineuses remarqué, après la fixation, un organisme formé par des colonies d'Amibes ; celles-ci entouraieient la gaine des filaments de la Bactérie ; chaque Amibe possédait un noyau nucléole très petit. Cet organisme appartient évidemment au genre *Labyrinthula*, mais nous n'avons jamais réussi à l'observer vivant. Dans ces conditions, nous nous bornons à signaler sa présence et son habitat, laissant à d'autres observateurs le soin de vérifier s'il s'agit d'une espèce nouvelle (fig. 13-15).

Il y aurait intérêt également à mieux connaître le *Vampyrellidium vagans* Zopf, qui se nourrit aux dépens des Oscillariées.

II. — ARACHNULEÆ

On pourrait réunir sous ce nom, au moins provisoirement, tous ces genres d'Amœbiens réticulés que l'on considèrait autrefois comme des Monères et qui font partie des *Reticulosa*, ordre I des *Nuda* de Rhumbler (1).

Ce sont les genres *Protogenes*, *Biomyxa*, *Arachnula*, *Pontomyxa*, *Protomyxa*, *Rhizoplasma*, *Dictiomyxa*, *Myxodictyum*.

Pris dans leur ensemble, ce sont des êtres intermédiaires entre les Amibes ordinaires et les Myxomycètes.

L'existence de noyaux n'a guère été signalée jusqu'ici que dans les *Pontomyxa* étudiés par Topsent, mais on ignore le mode de division.

Les véritables affinités des genres précédents ne pourront

(1) L. Rhumbler : *Systematische Zusammenstellung der recenten Reticulosa* (Archiv. f. Protist., Bd. III, p. 181).

être établies que lorsqu'on connaîtra mieux le développement et la structure de l'appareil nucléaire.

Le point de contact avec les Amibes est indiqué sans doute par des espèces analogues à l'*Amæba dumetosa* Penard, dans laquelle le corps s'efface parfois complètement, ne laissant voir que des bras dont quelques-uns s'anastomosent : les anastomoses ne sont pas de longue durée ; l'animal change continuellement de forme et présente d'une minute à l'autre les contours les plus divers (1).

L'union avec les Myxomycètes inférieurs se fera sans doute, d'autre part, avec des espèces analogues au *Gymnophrydium hyalinum* que nous avons décrit autrefois (2) : cette espèce vit au milieu des Oscillaires.

Cienkowski considérait les formes analogues comme de véritables plasmodes de Myxomycètes ; il en avait figuré une en particulier qui vit au milieu des *Tetraspora* (3) ; nous en avons fait autrefois une seconde espèce du genre *Gymnophrydium* sous le nom de *G. Cienkowskii* (4).

Nous avons revu un organisme analogue aux précédents : bien que l'espèce se nourrisse de Bactéries, nous ne la séparerons pas du *G. hyalinum*.

Gymnophrydium hyalinum Dang.

(Pl. VII, fig. 1-4).

Nous avons rencontré cette espèce deux fois dans nos nouvelles cultures : la première fois, elle se trouvait dans notre ancien laboratoire de Poitiers, au milieu de Flagellés et de divers Rhizopodes ; la seconde fois, elle s'est développée

(1) Penard : *Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce* (Archiv. f. Protist., Bd. III, p. 393).

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur quelques maladies des Algues et des Animaux* (le Botaniste, 2^e série, p. 246).

(3) Cienkowski : *Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen* (Archiv. f. mikr. Anat., XII).

(4) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 248.

à Ségrie, dans une soucoupe où nous conservions des Desmidiées.

Cette espèce doit passer souvent inaperçue : il nous a fallu un examen attentif pour reconnaître sa nature.

Les trabécules de protoplasma qui limitent le réseau sont cylindriques et d'un diamètre régulier (Pl. VII, fig. 1) ; on les confondrait facilement, malgré l'absence de membrane, avec des filaments mycéliens, tellement leur forme se modifie peu et lentement. Le protoplasma est hyalin, et presque entièrement dépourvu de granulations ; on observe de place en place des vacuoles.

Le réseau formé par ces cordons cylindriques s'étendait suivant une large surface : de place en place, les branches se dichotomisaient pour entourer des colonies de microbes ; les terminaisons sont plus ou moins étalées en pinceau formé par des lobes irrégulièrement divisés.

D'après la façon dont ces branches entouraient les colonies de microbes, on peut être certain que l'espèce s'en nourrit ; mais nous n'avons jamais observé la pénétration des parcelles alimentaires à l'intérieur du protoplasma qui forme les mailles du réseau.

L'observation n'a pu être poussée très loin, car chaque fois, nous n'avons disposé que d'un seul individu.

Nous ne pouvions dans ces conditions songer à étudier le développement de cet organisme : tout au plus devions-nous espérer obtenir quelques détails sur sa structure.

Lorsqu'on observe sur le vivant le protoplasma du réseau, il semble qu'on ait affaire à une Monère ; mais l'existence des Monères est bien problématique et il serait imprudent ici comme ailleurs de se fier aux apparences.

La première fois, nous avons fixé notre unique échantillon sur la lamelle au moyen d'alcool absolu ; la coloration a été obtenue au moyen du picro-carmin ; dans ces conditions, les noyaux se voient bien : ils sont relativement gros, puisque leur diamètre atteint celui des cordons protoplas-

miques ; leur contour est ordinairement elliptique ; ils sont plus ou moins éloignés les uns des autres (Pl. VII, fig. 1).

Avec le picro-carmin, aucune différenciation intérieure n'était visible ; les noyaux paraissaient dépourvus de nucléole, avec un nucléoplasme dense, chromatique et sensiblement homogène ; c'est la grande sensibilité du nucléoplasme vis-à-vis du carmin qui masque le nucléole.

Avec l'hématoxyline, nous avons réussi à mettre en évidence, sur notre second échantillon, le nucléole des noyaux ; ceux-ci possèdent donc la structure ordinaire (Pl. VII, fig. 3-4).

III. — THECAMOEIBIDÆ

Le type des Thécamœbiens peut, d'après Delage, se définir de la manière suivante :

« Le corps mou de l'animal ne diffère de celui de l'Amibe qu'en deux points : 1^o étant suffisamment protégé par la capsule, il n'a pas besoin de différencier à sa surface une couche protectrice ; aussi ne montre-t-il pas d'ectoplasme ; 2^o dans tous les points où il est en contact avec la capsule, il ne peut ni émettre de pseudopodes ni capturer d'aliments ; aussi ces deux fonctions se limitent-elles à la région qui est en face de l'ouverture de la capsule. Cette capsule est une mince enveloppe formée de chitine ou d'une substance analogue, sécrétée par la surface du cytoplasme. Elle est continue en ce sens qu'elle n'a pas de pores microscopiques, et est munie d'une simple large ouverture appelée bouche, par où sort une partie du corps qui émet des pseudopodes.

L'animal rampe sur la bouche de sa capsule. Il peut, à l'occasion, se retirer complètement à son intérieur. Il arrive aussi quelquefois, mais très exceptionnellement, qu'il peut en sortir. Il ne lui est donc lié par aucun lien organique. Mais normalement, il ne la quitte point. Elle s'accroît avec lui par intussusception et il la conserve jusqu'à la mort. Pour se reproduire, il se retire à l'intérieur, se divise et l'un

des individus-filles garde l'ancienne capsule, tandis que l'autre en sort et s'en sécrète une nouvelle (1).

Comme dans toutes les descriptions où l'on veut schématiser, celle-ci renferme une part de vérité et d'erreur : on aura d'ailleurs une idée de toutes les inexactitudes accumulées par divers observateurs sur quelques genres de ce groupe lorsqu'on aura pris connaissance de nos recherches sur les deux genres *Cochliopodium* et *Arcella*.

Genre Cochliopodium.

Le genre *Cochliopodium* est placé ordinairement parmi les Thécamœbiens : c'est une des formes les plus simples. L'enveloppe présente des caractères variables suivant les espèces ; c'est une sorte de pellicule souple et mince qui suit le corps dans toutes ses déformations ; cette sorte de cuticule est parfois réticulée en une fine dentelle (*C. spumosum*), durcie en une peau pénétrée de petits grains amorphes (*C. ambiguum*) ou montre des lignes régulières de granulations (*C. bilimbosum*). Cette enveloppe peut être considérée comme chitineuse dans le *C. spumosum* où, d'après Penard, elle ne se dissout que lentement dans l'acide sulfurique ; mais chez d'autres espèces, elle est de nature protoplasmique. La manière dont les pseudopodes sortent de l'enveloppe semble également présenter des différences notables chez les diverses espèces, et l'on est loin d'être fixé définitivement à ce sujet. On admet en général qu'il existe une sorte de large bouche comme chez les Arcelles ; c'est par là que les pseudopodes se montrent au dehors ; mais on a vu également les pseudopodes perforer, pour ainsi dire la membrane, pour s'ouvrir un passage : ils sont dans ce cas souvent entourés plus ou moins loin par la membrane qui leur sert de gaine ou d'étui.

(1) Yves Delage et Hérouard : *Loc. cit.*, p. 101-102.

On connaît très peu de choses sur le développement de ces êtres : aussi avons-nous profité d'une occasion favorable pour essayer d'étudier une espèce en détail avec les ressources que nous offre la méthode des cultures et celles de la technique histologique.

1° *Cochliopodium bilimbosum* Auerbach

(Pl. VIII, fig. 1-31.)

Nous rapportons à cette espèce une forme que nous avons obtenue en grande abondance dans les conditions suivantes : un flacon d'agar-agar nutritif avait étéensemencé avec le *Chlorella vulgaris* qui s'y était admirablement développé ; cette masse d'agar-agar ayant été ensuite transportée, avec les algues qu'elle contenait, dans de l'eau ordinaire, nous avons eu au bout de quelque temps une culture florissante de notre Amibe. Elle se trouvait seule avec des Bactéries et le *Chlorella vulgaris* dont elle faisait sa nourriture.

Il faut beaucoup d'attention pour distinguer cette espèce des Amibes ordinaires, et j'ai dû la rencontrer souvent mélangée à d'autres, sans me douter qu'il s'agissait d'un *Cochliopodium*.

Dans cette dernière culture en milieu nutritif, l'observation était plus facile, et je n'ai pas tardé à constater les principaux caractères du genre.

Les Amibes ont des mouvements lents : le corps est en général hémisphérique, mais il est susceptible de déformations assez étendues. A la base de l'hémisphère, se trouve une couche plus ou moins épaisse de protoplasma hyalin réfringent qui se prolonge en pseudopodes ordinairement peu nombreux : ce sont des sortes de digitations, des lobes, ou bien des prolongements en pointe. La membrane est tellement mince qu'on soupçonne à peine son existence sur le vivant : elle recouvre tout l'hémisphère au contact direct du protoplasma (Pl. VIII, fig. 1-5). Mais si on fait agir sur l'a-

nimal l'iode ou l'acide acétique, la membrane se sépare nettement du cytoplasme, et on peut alors distinguer à sa surface des ponctuations très fines disposées en ligne (Pl. VIII, fig. 19).

Le protoplasma renferme de nombreuses vacuoles : les unes sont des vacuoles ordinaires et les autres des vacuoles contractiles (Pl. VIII, fig. 18).

La nutrition se fait comme chez les autres Amibes par absorption à l'intérieur du corps de Bactéries et d'Algues ; nous avons remarqué plusieurs fois des *Chlorella* plus ou moins digérés au milieu du corps (Pl. VIII, fig. 17), mais les Bactéries formaient le fond de la nourriture.

Tous les individus sans exception renferment, en quantité plus ou moins grande, des corpuscules brillants dont nous ignorons la nature exacte et le rôle ; ils sont disséminés irrégulièrement dans le cytoplasme ; les plus gros laissent voir une structure cristalline qui est celle d'un rhomboèdre ; les plus petits sont en bâtonnets ou en corpuscules mal définis. Sous l'action de l'acide acétique, ces formations disparaissent lentement en perdant peu à peu la netteté de leurs contours : ce sont probablement des cristalloïdes de nature protéique ; nous allons les retrouver dans les kystes (Pl. VIII, fig. 1-5.)

Lorsqu'on examine les Amibes après fixation et coloration, on aperçoit très nettement la structure vacuolaire ou alvéolaire du cytoplasme ; la membrane est également très nette sous forme d'une pellicule constituée par un protoplasme dense, homogène, coloré en rouge pâle par l'hématoxyline, et présentant tous les caractères de la substance qui constitue le fuseau chromatique.

On a bien signalé l'existence d'un noyau chez plusieurs espèces de *Cochliopodium* ; mais on ne sait rien de précis sur leur structure et on ignore leur mode de division.

Les individus sont, en général, uninucléés et le noyau occupe alors une position centrale ; mais si on examine un

grand nombre d'Amibes, on finit par en rencontrer beaucoup qui possèdent deux noyaux : la proportion est d'ailleurs variable avec les cultures ; nous avons trouvé en très petit nombre, il est vrai, des échantillons qui montraient trois noyaux dans le protoplasma (Pl. VIII, fig. 6-10).

La structure du noyau est la suivante : au centre, se trouve un gros nucléole chromatique et un large intervalle incolore s'étend entre ce nucléole et la membrane nucléaire.

Le nucléole devient plus ou moins spongieux, ou bien il se creuse en son centre et devient annulaire ; parfois il se fragmente.

De toute façon, à la prophase, ce nucléole disparaît progressivement, alors que des granules chromatiques apparaissent de plus en plus nettement dans le nucléoplasme (Pl. VIII, fig. 6, 7, 9) ; ces granulations ne sont autre chose que les futurs chromosomes.

La division est une téléomitose ; le noyau prend un contour elliptique pour fournir le fuseau achromatique (Pl. VIII, fig. 11-12) ; il semble que la substance de ce dernier résulte du mélange de la substance nucléolaire avec le nucléoplasme achromatique : il en résulte pour ce fuseau une structure dense et légèrement fibrillaire ; ce fuseau se termine à ses deux pôles par des extrémités obtuses qui sont en contact direct avec le cytoplasma finement alvéolaire de l'Amibe, sans qu'il y ait trace de centrosome ou d'aster.

Les chromosomes se placent à l'équateur du fuseau ; ils sont très petits, mais très distincts ; on en compte huit ou dix de profil ; le nombre total est approximativement de 22 à 24 (Pl. VIII, fig. 11-12).

A la métaphase, on voit les deux plans chromatiques contenant les chromosomes s'éloigner l'un de l'autre ; lorsqu'ils sont arrivés à une certaine distance, le fuseau se sépare en son milieu, qui se trouve envahi par le cytoplasme alvéolaire ; la substance achromatique continue d'entourer les deux plans de chromosomes (Pl. VIII, fig. 13-15).

Finalement une membrane nucléaire se forme autour de chaque groupe : la substance nucléolaire se condense à nouveau et les chromosomes, au moins en apparence, perdent peu à peu de leur individualité. Chaque noyau est revenu à sa structure normale.

Aucun étirement du corps de l'Amibe n'accompagnait la division nucléaire, et nous ignorons à quel moment se produit la bipartition.

J'ai pu observer la période d'enkystement dans cette espèce.

Le mouvement cesse peu à peu : à la surface du corps se voit une couche épaisse d'aspect gélatineux avec stries concentriques (Pl. VIII, fig. 21-23). Lorsque le kyste est complètement formé, on distingue à son intérieur un protoplasma incolore renfermant une quantité plus ou moins grande de ces granules brillants que nous avons déjà rencontrés dans les Amibes ; le noyau se voit nettement soit au centre de la sphère, soit sur le côté. La membrane du kyste peut être subdivisée en une exospore faiblement jaunâtre à stries concentriques et une endospore incolore ; la surface de l'exospore présente de petites granulations, analogues à celles qui recouvrent la membrane de l'Amibe. Cette enveloppe du kyste, traitée par l'iodure de potassium, montre une légère teinte acajou.

Comme la période d'enkystement est en même temps pour certains Amœbiens une période d'autogamie, il y avait intérêt à se rendre compte de la façon dont se comportaient les noyaux. La chose était d'autant plus nécessaire que l'espèce avait fourni dans nos cultures de nombreux individus à deux noyaux.

Nous croyons pouvoir affirmer qu'aucune fusion nucléaire n'accompagne l'enkystement : les individus s'enkystent avec le nombre de noyaux qu'ils possèdent, c'est-à-dire avec un ou plus rarement deux éléments nucléaires (Pl. VIII, fig. 24-27) ; le nucléole est spongieux, fibrillaire ou granuleux.

La germination de ces kystes n'a pu être suivie : lorsque le kyste est âgé, le cytoplasme subit un retrait et abandonne dans l'intervalle de la gélatine à stries concentriques (Pl. VIII, fig. 28-29).

Un parasite que nous avons identifié avec le *Nuclearia delicatula* s'est attaqué à ces kystes en même temps qu'il détruisait certaines algues vertes de la même culture (Pl. VIII, fig. 30-31).

Le fait est intéressant à citer, parce qu'il explique de nombreuses confusions faites par les auteurs dans l'étude des organismes inférieurs.

On reconnaîtra dans le mode de division nucléaire qui vient d'être décrit tous les caractères d'une téléomitose ordinaire.

2° *Arcella vulgaris* Ehrb.

(Pl. IX-XIII.)

Nos recherches sur l'*Arcella vulgaris* remontent à l'année 1903 : nous avons publié à cette époque une note préliminaire dans laquelle nous résumions les principaux résultats obtenus. Il nous paraît utile de remettre le contenu de cette note sous les yeux du lecteur : il se rendra ainsi mieux compte de la contribution personnelle que nous avons apportée à la connaissance de cet intéressant organisme.

« Nous avons signalé, il y a quelque temps, l'existence d'un Flagellé double possédant deux énérgides d'origine différente; nous proposons de désigner sous le nom de Diplozoaires les animaux qui présenteraient cette particularité (1) ; ce groupement, il est à peine besoin de le dire, est d'ordre biologique et non phylétique. Aux deux exemples déjà connus, nous pouvons aujourd'hui en ajouter un

(1) P.-A. Dangeard : *L'organisation du Trepomomas agilis* (Comptes rendus, t. CXXXV, n° 26, p. 1366).

Recherches sur les Eugléniens.

Le Botaniste, 8^e série, p. 1-261.

(Analyse de M. le professeur Sauvageau.)

Dans un historique étendu, l'auteur discute d'abord les travaux publiés sur la nature, la classification et l'histologie des *Eugléniens* par Ehrenberg, Dujardin, Bütschli, Stein, Klebs, etc.

On rencontre les *Eugléniens* dans les eaux chargées de matières organiques en décomposition: cours des fermes, ornières des routes, mares à bestiaux, etc., en pellicules superficielles, en suspension ou en dépôt. L'auteur les conserve dans des assiettes creuses où il vide les flacons de récolte, ou bien il les cultive en chambre humide. Il suit les modifications d'une même espèce en la cultivant dans les différents milieux déjà recommandés par Zumstein. Pour étudier la division du noyau, on fixe les individus le soir même de la récolte, ou le lendemain de bonne heure, car la division a lieu pendant la nuit; les meilleurs fixateurs sont l'alcool absolu et le liquide de Flemming. Le protoplasma et les chloroleucites se distinguent bien par l'action successive du picrocarmin et de l'hématoxyline, le noyau et le nucléole par la fuchsine acide et l'hématoxyline.

Les espèces étudiées sont nombreuses. L'auteur les groupe, avec Klebs et Senn, en *Euglenæ* à nutrition le plus souvent holophytique, *Astasiæ* à nutrition saprophytique et *Peranemææ* à nutrition animale; il rappelle ou discute les résultats connus, en apporte de nouveaux. Je ne puis le suivre dans ces descriptions successives mais, les considérations d'un intérêt général qui terminent le travail de Dangeard devant paraître d'autant mieux justifiées que les espèces étudiées sont plus nombreuses, je crois bon de les énumérer ici :

EUGLENEÆ.

A. — *Euglena* à chloroleucites en rubans ou en bâtonnets plus ou moins longs.

1^o Groupe de l'*E. viridis*: *E. viridis* Ehrenb. et sa variété *olivacea* Klebs, avec chloroleucites disposés en une étoile médiane et noyau postérieur; *E. granulata* Dujard. et sa var. *terricola* nov. var. avec chloroleucites disposés en 2-3 étoiles et noyau médian; *E. proxima* nov. sp. à chloroleucites dissociés, sans pyrénoides; *E. variabilis* Klebs distincte de la précédente par sa forme ovale au moment de la division, au lieu de la forme sphérique.

2^o Groupe de l'*E. sanguinea* où la membrane est plus fortement striée, non soluble dans l'acide acétique, avec *E. sanguinea* Ehrenb., ovale cylindrique de 120 μ de long et *E. splendens* nov. sp., ovale, de 70-80 μ de long, sans hématochrome.

B. — *Euglena* à chloroleucites en forme de disque.

1^o Groupe de l'*E. velata* où chaque chloroleucite contient un pyrénoides en son milieu: *E. velata* Klebs ovale, de 100 μ sur 25-30 μ , et 20-30 chloroleucites profondément découpés; *E. granulata* Schmitz de 60-80 μ sur 20 μ et 10-15 chloroleucites à

bords irréguliers; *E. polymorpha* nov. sp. de 88-90 μ sur 20-25 μ , à flagellum atteignant jusqu'à 2 fois la longueur du corps, avec au moins 15 chloroleucites arrondis ou irréguliers; *E. flava* nov. sp. de la forme et de la dimension de l'*E. viridis*, 10-12 chloroleucites arrondis disposés parallèlement à la surface, forme parfois de l'hématochrome; *E. sociabilis* nov. sp., distincte de l'*E. velata* surtout parce que les bipartitions se continuent sous la première enveloppe et forment des colonies sphériques de 2-4-8 cellules; *E. pisciformis* Klebs, de 30 μ sur 6-7 μ et 2 longs chloroleucites; *E. gracilis* Klebs de 40-45 μ sur 10 μ , et 12-15 chloroleucites arrondis; *E. deses* Ehrenb., cylindrique de 70-200 μ de long = *E. Ehrenbergii* Klebs.

2° Groupe à chloroleucites sans pyrénoloïde, à mouvement métabolique faible ou nul, établissant le passage au *Phacus* avec: *E. oxyuris* Schmarda de 490 μ sur 30-40 μ ; *E. tripteris* Klebs de 70-80 μ sur 12-14 μ à corps tordu; *E. acus* Ehrenb à corps en forme d'aiguille; *E. spirogyra* Ehrenb.

Eutreptia, *E. viridis* Perty; *Colacium*, *C. calvum* Stein, *C. arbuscula* Stein, *C. vesiculosum* Ehrenb.; *Ascoglena*, *A. vaginicola* Stein; *Phacus*, *P. pleuronectes* Nitsch, *P. alatu* Klebs, *P. longicauda* Ehrenb., *P. pyrum* Ehrenb., *P. ovum* Ehrenb., *P. parvula* Klebs, *P. clavata* nov. sp., voisin du *P. oscillans* Klebs; *Trachelomonas*, *T. volvocina* Ehrenb., *T. lagenella* Stein, *T. hispida* Stein, *T. intermedia* nov. sp., qui diffère du *T. volvocina* en ce qu'il a 4-5 chloroleucites au lieu de 2; *T. caudata* Stein, *T. armata* Stein, *T. reticulata* Klebs, *Cryptoglena*, *C. pigra* Ehrenb.

ASTASIE.

Astasia, *A. margaritifera* Schmarda, *A. curvata* Klebs; *Menoidium*, *M. incurvum* Klebs.

PERANEMACEE.

Peranema, *P. trichophorum* Ehrenb., *P. medio-canellata* Stein; *Entosiphon*, *E. sulcatum* Stein, dont le bâtonnet si discuté est, d'après Dangeard, un véritable tube, car les granules alimentaires qui y pénètrent descendent à la partie postérieure du corps et rentrent dans le cytoplasme.

Dans une deuxième Partie de son travail, l'auteur étudie les mouvements du corps (il propose de remplacer le mot métabolique par spasmodie), l'organisation générale de la cellule, les chloroleucites, le paramylon, la reproduction des *Eugléniens*. Le Chapitre le plus intéressant a trait à la structure et à la division très controversées du noyau.

La grosseur du noyau est ordinairement en rapport avec celle du corps. La structure réticulée qu'on lui attribue n'existe pas; elle est due à un parasite. Le noyau comprend une membrane (parfois absente), du nucléoplasme et un nucléole central, sphérique. A l'état de repos, le nucléoplasme paraît homogène ou pseudogranuleux; les pseudogranulations, en nombre très variable dans une même espèce, ont été prises par certains auteurs pour des chromosomes. Pour Dangeard, le nucléoplasme est un peloton formé par l'enroulement en divers sens d'un simple cordon, son aspect homogène ou granuleux est uniquement dû à la façon plus ou moins dense dont sont entremêlés les replis du spirème qu'il appelle *chromospires*.

Lors de la division, le noyau augmente de volume, les chromospires se distinguent comme de simples granulations, des bâtonnets ou des fibrilles. Le nucléole sphérique s'étire transversalement en bâtonnet qui continue à s'allonger jusqu'à paraître comme un trait diamétral, puis il se renfle à ses deux extrémités, en s'amincissant en son milieu, et déborde le noyau. En même temps, les chromospires deviennent plus distinctes et semblent des fibrilles qui peu à peu s'orientent quasi parallèlement à l'axe nucléolaire. Malgré cela, les chromospires forment encore un cordon unique et homogène. C'est la prophase. Il se produit un léger temps d'arrêt, et l'anaphase commence. Le peloton tend à se séparer en deux moitiés; les chromospires sont plus nettes aux pôles, deviennent sensiblement parallèles au milieu du noyau, se brisent à l'équateur; cette division transversale entraîne évidemment la fragmentation du spirème et chaque segment est un chromosome. L'axe nucléolaire étiré se rompt en son milieu, sa substance se condense en un amas sphérique autour duquel les chromosomes s'unissent en un nouveau spirème, et les deux noyaux frères sont formés.

Tous les *Eugléniens* divisent leur noyau suivant ce schéma bien différent de la mitose ou karyokinèse, puisque la séparation du peloton en deux moitiés se fait par rupture transversale et non par dédoublement longitudinal. Dangeard propose d'appeler haplomitose ce mode de division nucléaire et téléomitose la karyokinèse ou division indirecte ordinaire pour rappeler que celle-ci représente le dernier terme de complication.

L'omitose par étirement ou par cloisonnement a une signification biologique obscure, il est possible qu'un certain nombre de cas cités rentrent dans l'haplomitose.

Il n'en est pas de même des deux autres cas de division nucléaire. Les *Eugléniens*, les Infusoires ciliés, les *Acinétiens*, les *Péridiniens* ont une division par haplomitose. Or, l'évolution de ces groupes a été très limitée; ils n'ont point pris part à la différenciation des *Métaphytes* et des *Métazoaires*. La téléomitose est une division nucléaire perfectionnée; on la rencontre chez les *Chlamydomonadinées*, les *Volvocinées*, les *Vampyrellées*, les *Chytridinées*, les *Métaphytes* et les *Métazoaires*. C'est celle dont les représentants ont évolué vers les formes supérieures.

Les *Flagellés* sont à la base des êtres vivants; ils comprennent deux séries parallèles ayant évolué séparément avec un mode de division nucléaire différent. L'étude du noyau permettra de classer les représentants de l'ancien groupe des Protistes, suivant leurs vraies affinités, en s'appuyant sur la doctrine de l'évolution.

Un nouveau genre de Chytriacées : le *Rhabdium acutum*.

Le Botaniste, 9^e série, p. 21-23.

J'ai rencontré dans une source d'eau ferrugineuse, des filaments de *Spirogyra* et d'*Ædogonium* dont la surface était recouverte par une quantité de petits tubes incolores de nature inconnue; on aurait pu facilement les confondre avec une Bactériacée filamenteuse quelconque en voie de développement.

L'étude histologique de ces singulières productions et des cultures nombreuses ont

montré qu'il s'agit d'une Chytridiacée nouvelle d'organisation très simple; je lui ai donné le nom de *Rhabdium acutum*, à cause de sa forme en baguette très caractéristique.

Sur le nouveau genre *Protascus*.

• *Comptes rendus*, t, CXXXVI.

En étudiant les nombreux parasites qui s'attaquent aux Anguillules, j'ai rencontré une espèce qui a passé inaperçue jusqu'ici, sans doute à cause de sa ressemblance avec le *Myzocyttium vermicolum*.

Le thalle adulte a la forme d'une bouteille placée dans l'axe de l'hôte; le col très allongé se recourbe pour venir perforer la paroi de l'Anguillule: assez rarement, le thalle est composé de plusieurs articles semblables,

Par sa forme et sa structure, ce champignon est voisin des *Lagenidium* et des *Myzocyttium*; mais l'existence des spores immobiles et le mode particulier de projection indiquent des affinités précises du côté des Ascomycètes inférieurs; l'opinion de Brefeld sur la parenté de l'asque et du sporange se trouve à nouveau confirmée, et c'est pourquoi je propose de désigner ce genre sous le nom de *Protascus*: l'espèce sera le *Protascus subuliformis*, à cause de l'aspect des spores.

Il existe, en outre des *Protascus*, un certain nombre de genres qui établissent la transition entre les Phycomycètes et les Ascomycètes: ce sont principalement les *Protomyces* et les *Taphridium*; l'asque dans ces genres dérive directement du sporange asexuel.

Mais il ne faut pas oublier que la grande majorité des Ascomycètes, au lieu de former simplement des asques comme les précédents, aux dépens du sporange asexuel, ont hérité du sporange provenant de la germination de l'œuf. On n'en saurait guère douter lorsque l'on compare avec soin la reproduction sexuelle du *Polyphagus* et surtout celle du *Dipodascus* avec la formation de l'asque.

Études sur le développement et la structure des organismes inférieurs.

Le Botaniste, 11^e série, mai 1910.

(Analyse de M. Hariot, du Museum.)

La 11^e série du *Botaniste* renferme, comme le dit M. Dangeard, une réunion de Monographies faites au jour le jour, au hasard des rencontres heureuses. Elle comprend cinq Parties: étude des Amibes, description de nombreux Rhizopodes, étude et description de Flagellés et en particulier de Monadinées, étude de quelques groupes d'algues inférieures dans leurs relations avec les Flagellés. Dans la cinquième partie sont résumés les principaux résultats du travail.

Le genre *Amæba* doit encore conserver une grande extension. Il faut y faire rentrer

toutes les espèces à protoplasma dépourvu de membrane pendant la période végétative, se déplaçant au moyen de pseudopodes, se nourrissant en général au moyen d'aliments ingérés à l'intérieur, se multipliant par bipartition. Le développement se termine par un simple enkystement, accompagné ou non de fusions nucléaires. Il est à peu près impossible de le démembrer avec quelque chance de succès, et même il est très difficile le plus souvent de caractériser les espèces les plus vulgaires. Les recherches sur la structure du noyau ont amené à la connaissance des Nuclophages et ont permis d'éliminer la question de spermatozoïdes et d'œufs. L'autogamie y a été signalée, mode de fécondation déjà décrit par MM. Dangeard et Sappin-Trouffy dans les Urédinées. Dans un certain nombre d'*Amæba* on peut constater une téléomitose normale (*A. Gleichenii*, *Chattoni*, *paradoxa*). Dans les variétés de l'*Amæba Limax* on trouve un mode de karyokinèse tout particulier. Dans l'*Amæba viridis* la division du noyau n'a pas été observée. M. Dangeard étudie ensuite une Amibe à mouvements lents, le *Pelomyxa vorax*, en faisant remarquer qu'à l'heure actuelle il n'existe aucun caractère réellement constant pour le genre *Pelomyxa*. On trouve à la surface du corps de cette Amibe de singulières productions filamenteuses probablement d'origine fongique, auxquelles l'auteur donne provisoirement le nom d'*Amæbophilus Penardi*. Il est à peu près certain que la création des genres *Ouramæba* et *Longicauda* a pour cause la présence de parasites analogues. Les Amibes peuvent être considérées comme une sorte de centre d'évolution autour duquel rayonnent un certain nombre de lignes phylogénétiques parmi lesquelles les Rhizopodes. M. Dangeard étudie quelques espèces appartenant aux *Labyrinthula* (*Labyrinthula Zopfii*) qui sont des colonies d'Amibes dans lesquelles chaque cellule conserve son indépendance et s'enkyste individuellement sans formation de spores; aux *Arachnulae* (*Gymnophrydium hyalinum*) Amœbiens réticulés considérés comme des Monères: aux Thecamœbiens, différents des Amibes par la présence d'une capsule et l'absence de pseudopodes *Cochliopodium*, *Arcella*, *Lecythodytes*, *Lecythina*. Dans ce dernier, qui constitue un genre nouveau, on constate une chambre nucléaire entourée d'une zone nette de protoplasma dense, ce qui le rapproche des *Lecythodytes*, et l'augmentation considérable du noyau à la prophase. Ce caractère, ainsi que la présence d'un centrosome extranucléaire, la formation de la plaque nucléaire aux dépens des granules chromatiques donnent à cet organisme une place à part dans la téléomitose.

Les Flagellés ne sont que des Amibes qui ont changé leurs pseudopodes en flagellums. Cette transformation peut être suivie dans le *Cercomonas*. Leur Systématique est comprise de façon variable avec les auteurs. Il faut en retirer les Volvocinées, Chlamydomonadinées, Polyblépharidées, Euglénien, Péridiniens etc.; quoique le blépharoplaste ne puisse être assimilé à un second noyau, il n'existe pas moins des Flagellés à deux noyaux, par exemple le *Trepomonas agilis* et les autres *Distomata*.

La petitesse des noyaux est telle qu'il est très difficile de suivre et d'interpréter les stades de la division, aussi est-on loin de s'entendre sur les détails de cette division. Dans les *Monas* il y a une téléomitose normale semblable à celle des Chlamydomonadinées; quelques phénomènes d'autogamie et de reproduction sexuelle ont été vus chez les Flagellés proprement dits.

Les recherches de M. Dangeard lui permettent d'espérer qu'on pourra, d'après le mode de division du noyau, établir des lignées phylogénétiques. Tantôt la division nucléaire a lieu suivant le type de l'*Amæba Limax* (*Bodo caudatus*, *ovatus*, etc.); tantôt

comme dans l'*Amæba Gleichenii* (*Cercomonas longicauda*, *Monas vulgaris*, *Anthophysa*). Dans les *Monas* on a signalé une substance analogue à la leucosine, substance de nature encore mal déterminée (albuminoïde ou hydrate de carbone) qui paraît jouer un rôle important lors de l'enkystement.

On rencontre accidentellement dans les cultures de petites sphères arrondies que Stein considère comme des germes endogènes. Ce sont des *Sphærita* ou des colonies de microbes. On a observé dans les cultures d'*Anthophysa* des kystes qui se forment par autogamie; leur germination n'a pu être obtenue.

L'existence de l'autogamie chez l'*Anthophysa* et ses formes *Monas* dissociées établit un point de rapprochement avec les Amibes.

M. Dangeard étudie encore quelques *Trepomonas*, *Codonosiga*, *Codonocladium*, *Salpyngæca*, *Spongonomas*. De l'ensemble de ses observations sur les Flagellés, on peut déduire quelques points intéressants :

1° Mode particulier de division nucléaire chez les *Bodo*, sorte de transition entre le type décrit chez l'*Amæba Limax* et l'haplomitose des Euglénien : le nucléole se divise pour fournir les deux calottés polaires; la répartition de la chromatine sous forme de bâtonnets, de granulations ou de chromosphères est assez imparfaite.

2° Téléomitose normale des *Cercomonas*, *Monas*, *Anthophysa*, *Trepomonas*, etc., avec fuseau, plaque équatoriale, stade tonnelet, chromosomes en nombre fixe dans chaque espèce.

3° Relation de l'appareil locomoteur avec le noyau.

4° Exemple intéressant d'autophagie sexuelle dans l'*Anthophysa vegetans*.

Les Algues inférieures dont s'est occupé M. Dangeard, sont des Chloromonadinées, des Cryptomonadinées, des Euglénien, etc., qui dérivent directement des Flagellés dont ils possèdent la téléomitose normale ou l'haplomitose. Mais il peut exister des cas qui paraissent tout-à-fait exceptionnels, parce qu'un certain nombre de chaînons manquent, ont disparu ou bien sont simplement encore ignorés. Dans les Chloromonadinées (*Vacuolaria virescens*), il est probable que la division du noyau se fait par simple étranglement, sans formation de chromosomes ou de spirème; il existe un chromidium et des chloroleucites. On n'entrevoit pas actuellement le point de contact avec les Flagellés et il est impossible de préciser leurs affinités. Le *Chilomonas* possède une mitose qui diffère à peine de la téléomitose ordinaire, sauf le très grand nombre et la petitesse des chromosomes, la forme irrégulière de la plaque chromatique. Chez le *Cryptomonas ovata* la division est directe ou par karyokinèse comme chez les *Chilomonas*. Il en est de même chez une autre espèce du même genre (la karyokinèse n'étant toutefois qu'exceptionnelle) colorée par un pigment bleu.

Chez les Euglénien l'haplomitose est habituelle et permet de reconnaître parmi les Flagellés ceux qui ont donné naissance à ces Algues inférieures. Dans l'*Euglenopsis vorax* la division du noyau doit être interprétée comme une amitose par étirement. C'est dans cette amitose que prend son origine l'haplomitose des Euglénien. L'*Euglenopsis* serait l'ancêtre flagellé. Chez les *Peranema* l'haplomitose est normale. Le noyau du *Scytomonas pusilla* se divise par amitose avec étirement. Dans le *Scytomonas* on remarque chez quelques individus une échancrure postérieure qu'il est difficile d'expliquer. Il n'y a là aucune connexion avec une bipartition; l'hypothèse

d'une copulation est plus séduisante, mais il est difficile de concilier la présence d'un flagellum unique avec la fusion de deux gamètes.

Dans la cinquième partie l'auteur traite à un point de vue général quelques-uns des problèmes qui se rattachent étroitement à la vie des organismes inférieurs « et qui ont une répercussion immédiate sur notre façon d'envisager la biologie des êtres supérieurs » : la chromatine extranucléaire, le noyau et son mode de division, la sexualité générale, la théorie de la sexualité.

Nous n'avons pu donner dans cette analyse qu'une faible idée de l'importance du travail de M. Dangeard, travail très nourri de faits et d'observations, qu'il faut lire d'un bout à l'autre.

P. HARIOT.

Les analyses qui précèdent permettent déjà de se rendre compte de la part que j'ai prise à l'histoire du développement des organismes inférieurs; en dehors du problème général de la distinction des animaux et des végétaux, dans le domaine des infiniment petits, d'autres problèmes importants se sont présentés auxquels j'ai essayé de donner une solution : j'en examinerai quelques-uns dans les pages qui vont suivre.

IMPORTANCE DE LA CHLOROPHYLLE EN CLASSIFICATION.

Il existe des animaux colorés en vert comme les plantes : la liste de ceux qu'on connaît est déjà longue et, ce qui est remarquable, c'est qu'ils appartiennent à des groupes très différents. La *Convoluta Schultzii* est un ver du sous-ordre des Rhabdocœles; l'*Hydra viridis* est un cœlentéré du sous-embranchement des Cnidaires; les Spongiaires sont représentés par *Spongilla viridis*.

Mais, c'est surtout chez les Protozoaires qu'on trouve le plus grand nombre d'animaux colorés en vert; il suffit de citer chez les Infusoires ciliés : *Paramecium Bursaria*, *Ophrydium versatile*, *Stentor polymorphus*, *Coleps hirtus*, etc.; sans parler de quelques Rhizopodes.

Si l'on veut se procurer quelques-uns de ces intéressants animaux, en voici deux dont la récolte et la culture sont relativement très faciles :

Recueillons dans un marais des plantes aquatiques, des algues, des fragments de bois qui ont séjourné dans l'eau et disposons ces objets dans de grandes cuvettes, dont la surface aura été recouverte extérieurement d'un enduit opaque : la couleur blanche est préférable aux autres. Au bout d'un certain temps, on verra sur les parois du vase des Hydres vertes en abondance : elles s'allongent perpendiculairement à la surface, développent leurs tentacules, se rétractent brusquement pour s'étirer à nouveau un instant après.

Pour obtenir le *Paramœcium Bursaria*, il suffit de conserver dans des flacons les diverses algues, Spirogyres, Cladophores, etc., qui tapissent les bassins, les réservoirs ; les Paramécies se développent en quantité considérable dans ces flacons, formant légion du côté exposé à la lumière.

A quoi est due cette couleur verte des animaux ? Peut-on la comparer en tous points à celle des plantes ? Voilà une question qui divise les naturalistes ; les uns se prononcent pour l'affirmative, quelques-uns hésitent, plusieurs disent non ; examinons donc le problème de plus près.

Dans les plantes, la couleur verte est due à des portions différenciées de protoplasma imprégnées de chlorophylle ; c'est ce qu'on appelle les chloroleucites ; il y en a de toutes les formes ; la plupart sont discoïdes, quelques-uns sont étoilés ; d'autres, comme dans les Spirogyres, ont la forme d'un ruban spiralé.

A un premier examen, la couleur verte des animaux semble avoir la même origine ; c'est bien de la chlorophylle et cette chlorophylle imprègne dans le protoplasma des corpuscules distincts, qui ressemblent aux chloroleucites globuleux des plantes ; chez les plantes et chez les animaux, les corpuscules verts se multiplient par division.

Il est nécessaire de pousser plus loin nos investigations, car ces premières ressemblances sont de nature à nous tromper.

Avant de faire admettre que seuls les végétaux possèdent des chloroleucites, il était nécessaire :

1° De montrer que, chez les animaux colorés en vert par la chlorophylle, les prétendus chloroleucites sont, en réalité, des algues microscopiques, qui vivent en symbiose dans le protoplasma de ces animaux ;

2° De montrer également que les organismes inférieurs, qui possèdent de la chlorophylle et des chloroleucites, ont une nature végétale.

Le premier point a été résolu par la méthode des cultures et par l'histologie.

Avec quelques auteurs, j'ai réussi à cultiver, en dehors de l'organisme animal, les prétendus chloroleucites qu'il renfermait : ce sont des algues microscopiques voisines des *Chlorella* et qui sont désignées, à cause de leur habitat si particulier, sous le nom de *Zoochlorelles*.

L'examen histologique est venu ensuite confirmer cette attribution, en montrant que les corpuscules verts des animaux possèdent une membrane de cellulose, un noyau et un chloroleucite.

Le second point présentait des difficultés plus grandes : il a exigé pour être résolu une minutieuse étude du développement à tous les stades de la vie, chez les Eugléniens, les Péridiniens, les Chlamydomonadinées, les Volvocinées, etc.,

rangés jusqu'ici par les zoologistes dans le règne animal : ces observations sont de nature à enlever tous les doutes sur la nature végétale de ces êtres.

On est donc autorisé à conclure que la chlorophylle appartient en propre aux végétaux ; ceux-ci, par le fait même de leur nutrition superficielle n'utilisant que des liquides et des gaz, se trouvaient dans un état d'infériorité, vis-à-vis des animaux ; l'apparition de la chlorophylle dans leur protoplasma a permis à ces végétaux d'emprunter leur carbone à l'anhydride carbonique, par l'intermédiaire de la radiation solaire.

Les Zoochlorelles du *Paramœcium bursaria*.

Le Botaniste, 7^e série, p. 161-191, avec figures dans le texte.

J'ai étudié successivement : 1° *La position de l'algue dans ses rapports avec la structure de l'Infusoire* ; 2° *l'organisation propre de chaque cellule verte* ; 3° *son mode de division* ; 4° *la place de cette algue dans la classification* ; 5° *les rapports réciproques entre Zoochlorelles et leur hôte*.

Le *Paramœcium bursaria* possède des Zoochlorelles à la fois dans l'ectoplasme et dans l'endoplasme ; on en trouve même qui sont engagées plus ou moins profondément sous l'enveloppe, c'est-à-dire dans la paroi striée. On ne saurait d'ailleurs dans cette espèce faire une distinction nette entre les deux couches ; elles ont la même sensibilité aux réactifs colorants et le cytoplasme présente en tous ses points la même structure homogène : l'ectoplasme est simplement plus dense ; les vacuoles y sont moins nombreuses, alors que dans l'endoplasme le suc nucléaire est renfermé dans de grandes vacuoles ou dans des cavités plus ou moins irrégulières : c'est cette partie centrale qui effectue le mouvement de cyclose si net qu'on observe dans cette espèce.

Les Zoochlorelles sont en nombre très variable dans chaque Paramécie ; on les voit quelquefois remplir presque complètement l'intérieur du corps ; elles peuvent également être moins nombreuses, et il arrive qu'elles disparaissent, laissant l'Infusoire tout-à-fait incolore. Ces algues ne se trouvent ni dans les vacuoles, ni dans les espaces irréguliers remplis de suc nucléaire ; qu'elles soient situées dans la couche interne ou dans la couche externe, elles sont logées au milieu du cytoplasme et en contact direct avec lui. Ceci explique dans une certaine mesure pourquoi ces algues continuent à vivre et à se développer à l'intérieur de l'Infusoire.

La digestion chez les Protozoaires s'effectue ordinairement dans des vacuoles digestives qui se forment dans l'endoplasme ; contrairement à l'opinion de Butschli, je pense que les Zoochlorelles ne jouissent pas nécessairement d'une immunité particulière leur permettant d'affronter impunément les sucs digestifs de l'hôte : elles réussissent à échapper à cette action destructive en se cantonnant de préférence dans l'ectoplasme ou en évitant les vacuoles de l'endoplasme ; mais si, pour une cause ou pour une autre, elles sont entraînées au milieu du suc cellulaire, elles subissent le sort commun des aliments : elles sont digérées.

En résumé, les spores des Zoochlorelles se forment exactement de la même façon que les zoopores d'un *Chlamydomonas* ; les divisions du pyrénioïde, du chloroleucite et du noyau s'y produisent dans le même ordre ; de plus, l'orientation de ces éléments pendant la division n'est pas différente de celle que j'ai constatée dans les espèces de *Chlamydomonas* qui ont une chambre antérieure cytoplasmique et un chromatophore en cloche.

Le seul bénéfice retiré par l'algue de son association avec la cellule animale est un profit qui ne concerne que des individualités définies et non l'espèce elle-même. Ces individualités, en s'adaptant à leur nouveau milieu, ont gagné de n'être digérées que partiellement ; c'est à titre d'aliments, en effet, qu'elles ont été introduites dans l'organisme animal, et elles ont réussi à jouer ce rôle, tout en sauvegardant plus ou moins longtemps leur vitalité : le milieu extérieur offrira toujours à l'espèce elle-même des conditions beaucoup plus avantageuses au point de vue de la sécurité et au point de vue de l'activité reproductrice.

Les bénéfices de l'association en ce qui concerne les animaux sont beaucoup moins problématiques.

On peut constater d'abord avec Brandt que la plupart des animaux colorés en vert ne mangent pas ou mangent très peu ; la *Convoluta Roscoffensis* se nourrit exclusivement aux dépens des Zoochlorelles, selon Geddes et Haberlandt. Il existe bien quelques exceptions, comme celle qui nous est offerte par le *Paramœcium bursaria* ; mais elles n'influent pas la règle générale.

La nutrition de l'animal aux dépens des Zoochlorelles est directe ou indirecte ; elle est directe, lorsque les algues sont digérées au même titre qu'un aliment ordinaire : cela arrive fréquemment, comme en témoignent les observations de Beyerinck, de Famintzin, de Le Dantec et les miennes.

On voit les Zoochlorelles changer de couleur : elles deviennent brunes, ou prennent une teinte rougeâtre, et passent ensuite à l'état de résidus.

D'après Haberlandt, cette nutrition directe ne s'effectue pas dans la *Convoluta Roscoffensis* sur l'algue tout entière : celle-ci détache des particules plasmatiques qui deviennent libres et sont, présume-t-on, digérées par l'animal : ces fragments comprennent, outre leur charpente cytoplasmique, des granules d'amidon ; cette observation mériterait d'être confirmée, à cause de son caractère vraiment singulier.

Le plus souvent, la nutrition est indirecte : dans ce cas, l'animal emprunte à l'algue ses réserves amylacées provenant de la fonction chlorophyllienne : c'est l'avis de Geddes, de Brandt ; ces substances passeraient par osmose dans le protoplasma.

J'ai émis autrefois une opinion qui complète la précédente ; elle s'appuie maintenant sur des faits suffisamment probants pour mériter d'attirer l'attention. Dans l'*Ophrydium versatile*, on remarque une abondante production de gélatine : cette gélatine ne peut provenir directement du Protozoaire ; elle est fournie certainement par la fonction chlorophyllienne : l'algue abandonne cette substance dans le protoplasma où elle vit, et cette sécrétion est utilisée par l'animal ; si cette sécrétion est trop abondante pour être employée en totalité à la nutrition de l'Infusoire, celui-ci s'en débarrasse dans le milieu extérieur. Cette sécrétion de gélatine n'est pas douteuse : elle se produit chez toutes les algues qui ont des affinités avec les Zoochlo-

relles ; la *Chorella vulgaris* ne fait pas exception ; dans les cultures effectuées dans l'eau pure, j'ai reconnu une abondante production de gélatine.

Ce sont là, pour l'animal, les bénéfices les plus nets qu'il retire de son association avec les Zoochlorelles : il peut sans doute encore utiliser l'oxygène dégagé par l'algue ; mais il l'emprunterait tout aussi bien généralement au milieu extérieur : ce n'est que dans le cas d'eaux fangeuses, insuffisamment aérées, que l'oxygène des Zoochlorelles peut devenir nécessaire à la vie de l'animal : encore, les expériences faites à ce sujet ne sont-elles pas jusqu'ici suffisamment concluantes.

SYMBIOSE.

On définit la symbiose, une association à bénéfice réciproque entre deux ou plusieurs êtres qui sont le plus souvent d'organisation très différente.

On connaît déjà un certain nombre de ces associations, formées par des êtres qui n'ont fréquemment entre eux qu'une parenté fort éloignée.

Tantôt c'est une algue qui vit à l'intérieur d'Infusoires et les colore en vert ; tantôt c'est un *Nostoc* qui s'introduit dans les feuilles d'*Azolla* et s'y développe abondamment. Ailleurs, on voit un champignon entourer les jeunes radicelles d'un feutrage et jouer le rôle des poils absorbants qui manquent ; d'autres fois une sorte de Bactérie (*Rhizobium leguminosarum*) vit dans les racines des Légumineuses, y développe la formation de nodosités, ce qui est en rapport avec la fixation d'azote par ces plantes. Enfin, l'un des exemples les plus remarquables de symbiose est fourni par les Lichens qui sont le résultat de l'association d'une algue et d'un champignon.

La symbiose des Lichens a donné lieu pendant très longtemps à une discussion très vive entre les partisans de l'autonomie des Lichens et ceux qui, à la suite de Schwendener, admettaient que les Lichens sont constitués par une algue et un champignon.

J'ai pris part l'un des derniers, à cette discussion, en fournissant à l'appui de l'idée de symbiose, la seule preuve qui manquait encore à la discussion.

Des observations histologiques portant sur un grand nombre d'espèces de Lichens ont montré que les gonidies des Lichens possédaient bien la structure des cellules d'algues et que leurs noyaux avaient les caractères de ceux des algues : la même démonstration était fournie pour les filaments incolores du thalle, dont la structure est différente et rappelle complètement celle des champignons (1).

(1) P.-A. DANGEARD, *Recherches sur la structure des Lichens* (Le Botaniste, série IV, p. 18).

Dans une autre Note, j'ai signalé la découverte d'un nouveau cas de symbiose remarquable en ce que les deux organismes en présence sont proches parents.

Sur un nouveau cas remarquable de symbiose.

Le Botaniste, 4^e série, p. 182-187.

Dans les cas de symbiose actuellement connus, les êtres en présence sont de nature très différente : il n'en est pas un seul qui se présente avec les caractères de celui qui va être examiné ici.

Il s'agit de deux champignons basidiomycètes appartenant à des genres voisins qui mélangent intimement leurs thalles et leurs fructifications.

Ces deux champignons appartiennent l'un aux Protobasidiomycètes, dans lesquels la baside est cloisonnée, alors que le second est un Autobasidiomycète ; quoique appartenant à deux groupes différents, ils sont néanmoins très voisins comme organisation et comme parenté effective.

Dans l'association, le *Dacryomyces deliquescens* joue le rôle principal ; c'est lui qui entre pour la plus grande part dans la constitution du thalle mixte ; c'est du moins ce qui avait lieu dans les échantillons que j'ai étudiés.

Si l'on veut rechercher parmi les exemples connus ceux qui se rapprochent le plus de celui-ci, il faut évidemment s'adresser aux Lichens, dans lesquels le champignon et l'algue contractent des relations aussi étroites que celles qui unissent nos deux champignons. Mais tandis que pour les Lichens on saisit le but et l'utilité d'une telle association, ici on ne peut en donner aucune explication actuellement.

On définit assez généralement la symbiose, une association à *bénéfice réciproque* ; il serait peut-être bon d'étendre un peu cette définition et d'y faire rentrer l'association formée par le *Dacryomyces deliquescens* et la *Trémellinée* sous le nom de symbiose *indifférente*. On en trouvera peut-être d'ailleurs d'autres exemples. Ici la distinction des deux êtres associés était facile parce qu'ils ont des basides très différentes et caractéristiques ; mais supposons que l'association se produise entre deux champignons ayant des basides semblables, et il sera beaucoup plus difficile de la reconnaître. Maintenant qu'il existe un point de repère, peut-être arrivera-t-on à trouver chez les champignons un assez grand nombre d'associations semblables.

Observations de Biologie cellulaire.

Le Botaniste, 5^e série, p. 289-313.

L'étude de la biologie cellulaire attirera de plus en plus des adeptes : c'est le champ clos où se livrent les controverses les plus intéressantes ; on y cherche une explication de la vie ou du moins une compréhension meilleure des phénomènes qui la caractérisent ; on veut y trouver la raison d'être des manifestations d'hérédité, d'atavisme, de variation ; malheureusement, lorsqu'on examine les nombreuses théories en présence,

on est frappé de leur peu de solidité : elles s'appuient sur des détails de structure cellulaire encore mal connus, ou diversement interprétés, lorsqu'elles ne se contentent pas de pures hypothèses.

J'ai cherché, en collaboration avec M. Armand à augmenter le fond commun d'observations sur la cellule : c'est actuellement le meilleur moyen de préparer la voie à des généralisations futures.

Les résultats les plus importants de ce travail se rapportent :

A. Aux modifications du noyau de la cellule hospitalière sous l'influence du champignon.

B. A la présence de deux sortes de noyaux dans la région de la racine envahie par le parasite.

C. Aux divers phénomènes qui se succèdent dans les cellules hospitalières et qui permettent de mieux comprendre la symbiose dans les mycorhizes endotrophiques.

a. L'hypertrophie du noyau, les déformations ordinaires qui s'y produisent sous l'action d'un parasite de nature végétale ou animale, ou qui résultent des conditions physiques anormales sont assez connues.

Mais ce qui est plus intéressant encore, ce sont ces aspects vraiment extraordinaires qui rappellent tout-à-fait des Rhizopodes réticulés ; nous ne connaissons personnellement qu'un exemple qui s'en rapproche, c'est celui des noyaux de l'endosperme du *Zea Mays*. Les noyaux rencontrés dans cet endosperme par Köppen n'existent que dans les cellules renfermant de l'amidon.

Nous avons pu établir qu'elle est, dans les mycorhizes endotrophiques, la cause de ces déformations ultimes : nous avons vu le noyau, prisonnier au centre du buisson mycélien, cherchant à se dégager, profitant des moindres intervalles restées libres, s'y engageant pour gagner la surface, en prenant alors les formes les plus variées. Il y a là deux choses distinctes à considérer : d'une part, les conditions réalisées par le champignon, d'autre part, la grande plasticité de la substance nucléaire et son aptitude aux transformations ; le noyau n'agit pas autrement, dans la circonstance, qu'un animal renfermé dans une cage et qui essaye de profiter, pour en sortir, des ouvertures les plus étroites.

b. Nous avons rencontré plusieurs fois, dans les cellules de la région envahie par le parasite, deux sortes de noyaux ; les uns sont des noyaux ordinaires à structure réticulée ; les autres ont une substance nucléaire finement ponctuée, sans vacuoles ; ils ressemblent à cet égard aux noyaux de l'épiderme de *Hyacinthus orientalis*.

N'ayant aucune explication à fournir au sujet de ces deux espèces de noyaux, nous n'avons pas à insister sur ce point : l'intérêt se trouve ailleurs.

Nous employons depuis plusieurs années dans notre Laboratoire une méthode de double coloration qui semble n'avoir jamais été signalée jusqu'ici : elle donne, dans beaucoup de cas, d'excellents résultats. La première coloration est obtenue au moyen du picro-carmin de Weigert ou l'hématoxyline, la seconde est fournie par le bleu de Löffler ; l'action de ce dernier ne doit durer que quelques secondes ; on lave rapidement ensuite à l'alcool absolu.

C'est au moyen de cette double coloration que nous avons distingué les propriétés parti-

culières des deux espèces de noyaux de la racine d'orchidée; dans les mêmes préparations, les uns conservent la couleur générale communiquée par le premier réactif, les autres prennent la teinte verte du second,

Il semble que cette méthode est appelée à rendre quelques services au moment où l'on s'occupe de classer les noyaux en *érythrophiles* et *cyanophiles* ou encore en *baséophiles* et *acidophiles*.

c. Pour essayer de comprendre les phénomènes de symbiose dans les mycorhizes endotrophiques, nous avons eu à nous occuper du parasite et de la cellule qui le contient.

Le champignon n'était connu ni dans sa structure intime, ni dans la façon exacte dont il se désorganise pour former les pelotes intracellulaires; ses cellules sont pluri-nucléées; les filaments s'hypertrophient dans la cellule hôtalière; la mort survient; les noyaux disparaissent; le protoplasma des hyphes se transforme en une substance inerte, homogène, jaunâtre qui prend part, ainsi que la membrane, à la gélification totale.

On peut comprendre, de la manière suivante, les divers états par lesquels passe le champignon, avec les changements corrélatifs qui se produisent dans la cellule.

1° Le champignon pénètre dans les cellules de la racine: il y trouve d'abord des conditions très favorables à son développement: il se nourrit du protoplasma de la cellule hôtalière et peut-être aussi, dans une certaine mesure, de substances qui lui sont transmises par le mycélium resté extérieur. La cellule ne souffre pas trop d'abord de la présence du parasite; elle redouble d'activité, ce qui amène une hypertrophie de sa cavité et du noyau qu'elle renferme.

2° A ce travail exagéré, le protoplasma s'épuise; les sécrétions nucléaires, neutralisées jusqu'ici par le protoplasma et le jeu régulier des fonctions vitales, agissent défavorablement sur le champignon; aussi, ce dernier, non seulement cesse de végéter, mais il meurt rapidement et se désorganise.

3° Dans cette lutte, c'est le noyau de la cellule qui se trouve le moins éprouvé; sans doute, il s'est hypertrophié, fragmenté; mais il a su se soustraire à l'étreinte des filaments mycéliens du parasite; il reste vivant malgré les déformations qu'il a subies et il n'est pas téméraire de penser qu'il peut encore utiliser la substance inerte fournie par la désorganisation du champignon.

La digestion des pelotons mycéliens intracellulaires se retrouve chez beaucoup d'Orchidées.

Voici comment s'exprimait à ce sujet Noël Bernard (¹), dont les travaux remarquables sur ce groupe de plantes sont bien connus: « ce phénomène que je compare à la phagocytose a été, je crois, correctement interprété pour la première fois par Dangeard et Armand. »

(¹) NOËL BERNARD, *Remarques sur l'immunité chez les plantes* (Bulletin Institut Pasteur, t. VII, p. 7 du tirage à part).

Note sur les Mycorhizes endotrophiques.

Le Botaniste, 2^e série, 1890-1891, p. 223.

Les champignons découverts dans le rhizome des *Tmesipteris* rappellent ceux qu'on trouve dans un certain nombre de plantes et en particulier à l'intérieur des racines chez les Orchidées : ce sont des mycorhizes pour employer le terme créé par Frank.

Selon que le champignon reste à l'état de gaine superficielle, ou habite l'intérieur des tissus, on distingue les mycorhizes en *m. exotrophiques* ou *m. endotrophiques* ; c'est à cette dernière catégorie qu'appartiennent ceux qui habitent le rhizome des *Tmesipteris*.

Il est rare de trouver des champignons habitant l'intérieur des rhizomes ; tel est le cas cependant des *Corallorhiza* et *Epigogon* ; la présence du champignon détermine à la surface du rhizome la production de poils absorbants qui ont été signalés par Irmisch et Reinke ; on a affaire à des mycorhizomes (Vuillemin).

Chez les *Tmesipteris*, les racines manquent et il ne saurait être question que de mycorhizomes ; le fait n'en est que plus intéressant.

Note

sur une Zoocécidie rencontrée chez un Ascomycète : *l'Ascobolus furfuraceus*.

Société Botanique de France, t. 55, 1908.

En consultant l'excellent Ouvrage de M. HOUARD sur les Zoocécidies, on constate qu'à l'heure actuelle, on ne connaît presque rien de ces formations dans la classe des Champignons (1).

Je donne dans cette Note quelques détails sur une zoocécidie observée il y a 2 ou 3 ans dans des cultures d'*Ascobolus furfuraceus*.

Lorsque l'espèce se développe normalement, on voit se former à l'origine du périthèce un gros rameau qui s'allonge en se recourbant et en se cloisonnant : c'est l'ascogone. Bientôt, on voit apparaître sur le même filament qui porte l'ascogone un ou deux rameaux qui viennent s'appuyer sur celui-ci ; ces rameaux sont de simples filaments recouvrants qui se ramifient en entourant l'ascogone de plusieurs assises de pseudo-parenchyme.

Il se forme ainsi de petits tubercules de couleur jaune, aux dépens desquels se développent ensuite les périthèces ordinaires.

Dans les cultures sur du crottin de cheval non stérilisé, les anguillules se montrent fréquemment en quantité considérable ; ce sont ces anguillules qui pénètrent à l'inté-

(1) C. HOUARD, *Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée*, t. Paris, Hermann, 1908, p. 17.

rieur des jeunes tubercules d'*Ascobolus* et y produisent les modifications que je signale.

La présence des anguillules à l'intérieur des nodules du Champignon se reconnaît à la différence de coloration. Tandis qu'à l'état normal, les tubercules ont une belle couleur jaune, ceux qui sont parasités sont incolores.

En examinant ces derniers, on constate que la place de l'ascogone est occupée par une cavité qui renferme un nombre variable d'anguillules; ces anguillules se meuvent au milieu d'un tissu en désorganisation : le *Champignon* a subi une véritable *castration*.

Dans les conditions ordinaires, l'article médian de l'ascogone fournit les hyphes ascogènes, c'est-à-dire le gamétophore avec ses asques : la paroi du périthèce, l'hypothécium et les paraphyses proviennent des cellules du tubercule.

Dans les exemplaires parasités, la disparition de l'ascogone entraîne naturellement l'absence de toute fructification.

Les cellules du tubercule, ou du moins quelques-unes d'entre-elles, ne s'en développent pas moins en filaments qui s'entrecroisent comme s'il s'agissait de former un périthèce ordinaire; mais aucune différenciation n'a lieu dans la masse de pseudo-parenchyme; le nodule primaire est simplement surmonté d'une colonne irrégulière ou d'une grosse protubérance dans laquelle les hyphes ont un large diamètre et un contenu incolore.

A l'intérieur de cette masse de pseudo-parenchyme les anguillules se creusent des galeries; elles semblent avoir émigré d'encre du nodule, au fur et à mesure que se produisait cette nouvelle formation.

Il s'agit là d'une réelle adaptation : les tubercules ainsi parasités et déformés m'ont paru vivre aussi longtemps que les périthèces ordinaires.

On se trouve donc en présence d'une association entre un animal et un champignon, association suivie d'une véritable castration de ce dernier; la symbiose touche ici de près au parasitisme.

MÉROTOMIE ET NUCLÉOPHAGIE.

Dans une cellule, il existe un protoplasma et un noyau : ces deux éléments concourent à la vie de cette cellule : on a cherché à déterminer les rôles respectifs des deux éléments en présence.

Une première méthode consiste à séparer sur un organisme vivant unicellulaire un fragment sans noyau, dans le but d'observer les phénomènes de survie qu'il présente et de les comparer à ceux du fragment nucléé : cette méthode, la première en date, a été désignée par Balbiani sous le nom de *mérotomie*.

On est arrivé, dans ces dernières années, avec son aide, à mieux apprécier les rôles respectifs du noyau et du protoplasma dans la cellule; ce résultat est dû aux remarquables travaux de Balbiani, Verworn, Hofer, etc.

J'emprunte à un Mémoire de Balbiani les conclusions générales très importantes qu'il a formulées sur ce sujet.

1° Chez les Infusoires ciliés, qui peuvent être considérés comme un type des plus favorables pour l'étude physiologique des cellules, certaines fonctions sont remplies par le protoplasma seul et d'autres concurremment par le protoplasma et le noyau.

2° Les fonctions qui dépendent uniquement du protoplasma sont :

a. Les différentes formes de mouvement : mouvement ciliaire, mouvement d'ingestion et d'égestion des aliments (mouvements de la bouche et de l'anus), les pulsations de la vésicule contractile, le mouvement de constriction du corps au commencement de la division ;

b. La faculté d'orientation du corps pendant la progression.

3° Les fonctions qui sont exercées concurremment par le protoplasma et le noyau sont :

a. Les diverses sécrétions cellulaires : sécrétion de la cuticule, sécrétion du suc acide dans les vacuoles alimentaires et peut-être aussi des autres sucs digestifs ;

b. La régénération ou reconstitution des organes et de la forme générale du corps ;

c. Les stades ultimes de la division.

Il n'y a pas d'antagonisme entre le protoplasma et le noyau : des rapports réciproques qui existent entre ces deux éléments de la cellule résulte une action harmonique qui maintient leur vitalité et assure l'intégrité de leurs fonctions.

On ne connaissait jusqu'ici que des cas de mérotomie produits par la main d'un expérimentateur exercé.

J'ai eu l'occasion d'en observer un exemple résultant du fait de l'action d'un organisme inférieur, une Diatomée, sur un autre organisme unicellulaire à protoplasma nu sur un *Chrysomonas* : cette observation a donné lieu à quelques remarques intéressantes que j'ai résumées dans une Note dont on trouvera l'analyse plus loin.

Dans la recherche des rôles respectifs du noyau et du protoplasma, concernant la vie de la cellule, j'ai fait connaître une seconde méthode à laquelle j'ai donné le nom de *Nucléophagie*.

Cette méthode consiste à supprimer le noyau d'une cellule, en utilisant des parasites qui vont se loger dans l'élément nucléaire, le détruisent complètement

en laissant intact le protoplasma : on évite ainsi le traumatisme violent résultant de l'opération de la mérotomie.

J'ai appliqué ce nouveau procédé tout d'abord aux Amibes et ensuite dans une seconde Note à des Euglènes ; les résultats, comme on le verra par les analyses qui suivent, confirment les conclusions de Balbiani, obtenues avec la première méthode : sur quelques points, elles les complètent.

Ces observations n'ont pas été sans attirer vivement l'attention des biologistes.

Note sur un cas de mérotomie accidentelle produit par un Navicule.

Bulletin de la Société Botanique française, 1908, p. 641.

J'ai observé un cas de mérotomie produit par une Navicule : l'organisme qui a été coupé en deux par la Diatomée était le *Chrysomonas flavicans* Stein. Mon attention s'était fixée sur une Navicule qui, dans son mouvement, était venue buter par son extrémité près de l'extrémité antérieure du *Chrysomonas* ; dans ce mouvement, elle sépara en deux tronçons le corps du *Chrysomonas*. La portion postérieure renfermant les chromatophores et aussi certainement le noyau s'arrondit immédiatement à la suite de l'opération ; la partie d'avant, beaucoup plus petite portait le flagellum et se trouvait complètement incolore.

Je me proposai de suivre attentivement la destinée ultérieure de chacun des deux morceaux ainsi isolés, lorsque après 8 ou 10 secondes, alors que la Navicule avait franchi l'obstacle qu'elle venait de sectionner, j'ai vu les deux fragments du *Chrysomonas* se rapprocher au contact et se souder ; la cellule reprenait ensuite peu à peu sa forme normale et sa vie indépendante.

Cette observation, dans sa simplicité, soulève plusieurs problèmes de nature très différente.

1° On a souvent discuté sur le plus ou moins de consistance du protoplasma et sur sa résistance à une traction. Il semble bien évident dans le cas actuel, que le protoplasma du *Chrysomonas* est excessivement fluide ; ses diverses particules n'ont entre elles qu'une très faible cohésion, puisque le simple mouvement d'un végétal a pu la détruire.

2° On ignore encore la nature du mouvement chez les Diatomées. Quelques auteurs ont supposé qu'elles progressaient grâce à une sécrétion gélatineuse qui se produirait à l'arrière du corps. La chose semble bien douteuse : dans le cas actuel, pour que la Navicule ait pu jouer le rôle d'un rasoir, il aurait fallu que cette sécrétion de la Diatomée prit immédiatement une consistance supérieure à celle du protoplasma de la *Chrysomonadinée*.

3° Le rapprochement des deux portions de protoplasma et la soudure complète qui a suivi l'opération de la mérotomie, montrent la persistance d'une attraction entre moitiés isolées d'une même cellule. Comment se fait-il que le même phénomène n'ait pas

lieu entre les cellules de cet organisme puisque leur protoplasma est nu ? Il faut donc qu'il y ait une sorte d'équilibre cellulaire dont les lois nous échappent. Si nous arrivions à les découvrir, nous aurions trouvé la raison d'être des phénomènes d'autophagie, des phénomènes d'union entre gamètes, en un mot la cause efficiente et primordiale de la sexualité.

Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma.

Le Botaniste, 4^e série, p. 199-249.

Les résultats de ce Mémoire ressortent suffisamment de l'ordre adopté dans l'exposition des faits.

PREMIÈRE PARTIE. — *Chapitre I.* — Description du nouveau genre *Nucleophaga*, vivant à l'intérieur du noyau des amibes.

Chapitre II. — A. L'existence de ce parasite permet de faire table rase des diverses théories émises au sujet de la reproduction sexuelle des Rhizopodes (¹).

B. Elle simplifie l'étude du noyau dans ce groupe en faisant disparaître toutes les anomalies qui concernaient soit sa structure, soit son mode de division.

C. La manière dont se comporte le parasite dans le noyau, permet la création d'une nouvelle méthode pour la recherche du rôle que jouent dans la cellule les divers éléments qui la composent; on pourra désormais se servir concurremment de la *mérotomie* (Balbiani) et de la *nucléophagie*.

D. Application de la connaissance des Nucléophages à l'étude des maladies et en particulier des tumeurs et des carcinomes.

DEUXIÈME PARTIE. — *Chapitre I.* — Description du genre *Sphærita*.

A. Développement normal.

B. Divers stades d'attribution douteuse.

Chapitre II. — Description d'un nouveau parasite des Euglènes.

Je ne retiendrai ici que ce qui a trait à la *nucléophagie*.

Lorsque Le Dantec a voulu appliquer la mérotomie aux amibes, il s'est trouvé en face d'une difficulté en apparence insoluble : les fragments énucléés d'amibe sont incapables d'ingérer aucun aliment solide; il est impossible d'amener des corps étrangers et en particulier les grumeaux d'alizarine au sein du protoplasma; c'est ce qu'avait déjà remarqué Bruno Hofer. On est réduit à faire ingérer l'alizarine à l'amibe entière avant la mérotomie : dans ces conditions, on constate que, dans la portion énucléée, la sécrétion d'acide se produit dans les vacuoles comme dans la partie renfermant le noyau; ainsi que le fait remarquer Le Dantec, ce résultat est peu important, puisqu'il s'applique

(¹) LE DANTEC, *Études biologiques comparatives sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce* (*Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, t. XXVI, 1894, p. 87-88).

seulement aux premiers temps suivant la mérotomie. Les procédés d'étude de réaction intraprotoplasmique sont en défaut dans le cas actuel, car il n'y a plus ingestion, chez le fragment énucléé. Avec la nouvelle méthode de nucléophagie, cette difficulté n'existe plus; l'amibe énucléée par le parasite continue non seulement à émettre des pseudopodes, mais elle ingère avec la plus grande facilité les substances solides; c'est en me servant d'une culture d'Euglènes que j'ai pu m'en assurer.

Les amibes énucléées par le parasite, continuent à absorber pour leur nourriture les Euglènes qui sont autour d'elles.

La pénétration des Nucléophages ne trouble pas un instant les fonctions de l'organisme; la suppression du noyau se fait progressivement sans secousse; lorsqu'elle est totale, on se trouve en présence d'un individu réduit à son protoplasma.

On peut objecter à cette méthode qu'il est difficile d'apprécier sur des organismes vivants le moment où le noyau a complètement disparu; or, il résulte des expériences de Balbiani que la plus minime portion de substance nucléaire suffit pour entretenir la vie comme le fait le noyau tout entier. Cette objection peut être vraie en ce qui concerne les *Holospira* parasites du noyau des Ciliés; mais, quant aux Nucléophages, le doute n'est point permis; ces parasites absorbent intégralement la substance nucléaire. On peut s'en assurer facilement au moyen des réactifs ordinaires de la chromatine; il n'en reste plus aucune trace même longtemps avant la sporulation; les derniers vestiges du noyau disparaissent pendant que s'opère la multiplication des noyaux à l'intérieur des germes endogènes; avec un peu d'habitude, rien n'est plus facile que de reconnaître ce moment sur les individus libres.

La méthode est donc susceptible d'une grande exactitude.

Le caryophysème des Eugléniens.

Le Botaniste, 8^e série.

J'ai observé, dans le cours de mes recherches sur les Eugléniens, une épidémie qui s'est développée avec une grande intensité sur l'*Euglena deses*.

Dans cette maladie, le noyau subit une hypertrophie considérable; son volume atteint presque les $\frac{2}{3}$ du volume total de la cellule.

Ce n'est pas sans difficulté que j'ai réussi à déterminer la cause de cette altération; les individus attaqués perdent leurs chlorolencites; ils deviennent incolores; leur cytoplasme renferme de nombreux granules rougeâtres ayant l'aspect de résidus; la cellule continue ses mouvements pendant plusieurs semaines, mais elle ne se divise plus.

Le noyau de l'*Euglena deses* comprend une masse nucléaire, d'apparence homogène allongée en forme de biscuit; au centre, se trouve un nucléole unique ou fragmenté en plusieurs corpuscules distincts: ce noyau occupe le centre de la cellule.

Au début de la maladie, le nucléole est remplacé peu à peu par une vacuole à l'intérieur de laquelle on aperçoit des corpuscules dont il est à ce moment impossible de préciser la nature; plus tard, la masse nucléaire devient réticulée; la chromatine est reléguée à la surface en calottes minces, irrégulières. Le noyau augmente alors de

volume dans des proportions considérables; son intérieur est divisé en compartiments irréguliers par des trabécules de substance chromatique.

On arrive, avec de bonnes colorations, à voir que ces compartiments sont occupés par une agglomération de corpuscules sphériques, serrés étroitement les uns contre les autres; le noyau est rempli par une zooglée qui n'est pas sans analogie avec l'*Asco-coccus Billrothi*.

J'ai proposé de désigner cette bactérie parasite du noyau des Eugléniens sous le nom de *Caryococcus hypertrophicus*.

Ce parasite est intéressant à plusieurs points de vue :

1° On ne connaissait pas jusqu'ici d'exemple de bactéries vivant exclusivement à l'intérieur du noyau cellulaire; peut-être rencontrera-t-on des cas analogues dans les cellules des organismes supérieurs, maintenant que l'attention est sollicitée de ce côté.

2° Le nombre des parasites nucléaires connus à l'heure actuelle est excessivement restreint. On a signalé un genre *Caryophagus* appartenant à la famille des Sporozoaires; le genre *Holospora*, parasite du noyau et du nucléole des infusoires, a des affinités douteuses: elles tiennent, selon Haskine, des levures et des Schizomycètes, ce qui semble très problématique; le *Nucleophaga amæbæ*, qui vit à l'intérieur du noyau des amibes, a été décrit précédemment; c'est une chytridinée.

3° Nous avons maintenant à notre disposition un nouveau moyen d'étudier l'influence du noyau sur la vie de la cellule; après avoir montré que la *mérotomie* pouvait être remplacée avantageusement par la *caryophagie*, j'apporte aujourd'hui à cette nouvelle méthode un nouveau sujet d'observation. Constatons dès maintenant que l'envahissement progressif du noyau par le parasite n'empêche ni la *vie de la cellule*, ni son *activité locomotrice*; la *nutrition holophytique* cesse par destruction des *chloroleucites*; mais la *nutrition saprophytique* continue; pour qu'une Euglène attaquée vive plusieurs semaines, et reste active pendant ce laps de temps, il est nécessaire que l'assimilation ne soit pas trop sensiblement ralentie; les grains de paramylon qui représentent une substance de réserve ne disparaissent pas complètement; jusqu'à la fin, on trouve plusieurs gros bâtonnets de cette substance localisés à la partie postérieure de l'Euglène; la cellule naturellement est devenue incapable de se diviser.

DIPLOZOÏDES ET DIPLOMONADIENS.

J'ai établi le premier, il y a quelques années, qu'il existait, parmi les organismes inférieurs, des êtres qui possèdent une organisation double, comparable à celle des frères siamois, avec cette différence, toutefois, qu'il s'agit d'un état normal se transmettant à travers toutes les générations.

Le premier exemple rencontré est celui du *Trepomonas agilis* qui est un Flagellé; le second exemple a été fourni par l'*Arcella vulgaris*.

Depuis, cette organisation si curieuse a été retrouvée ainsi que je le faisais prévoir, dans les *Hexamitus* et les genres voisins.

L'organisation du *Trepomonas agilis* Dujardin.

Comptes rendus, t. CXXXVI.

Dans le cours de mes observations sur les Protozoaires et les Protophytes, j'ai eu l'occasion d'élucider la structure du *Trepomonas agilis* déjà étudié par un grand nombre d'auteurs, parmi lesquels il faut citer Stein, Butschli et Klebs.

Le *Trepomonas agilis*, contrairement à la description qui en a été donnée, ne répond pas au schéma ordinaire des Flagellés; il est constitué par une cellule double; c'est le premier exemple dûment établi d'une telle organisation dans ce groupe; mais il est à prévoir que cette particularité se retrouvera chez les *Distomatineæ*.

Contribution à l'étude des Diplozoaires.

Comptes rendus, t. CXXXVI.

J'établis dans cette Note que l'*Arcella vulgaris* est un Rhizopode à deux énérgides comme le *Trepomonas agilis*: il est impossible d'ailleurs d'en douter lorsqu'on suit le mode de division.

L'*Arcella vulgaris* se multiplie par une sorte de bourgeonnement; une partie du cytoplasme sort par l'ouverture circulaire, s'arrondit et forme bientôt une cellule fille symétrique de la cellule mère, avec des dimensions beaucoup plus faibles.

Lorsqu'un individu se dispose à la division, ses deux noyaux sont au stade de la prophase; à l'état de repos, ils sont constitués par une membrane nucléaire, un très gros nucléole central et du nucléoplasme réticulé; à la prophase, le nucléole a perdu ses limites, comme s'il se dissolvait peu à peu, et sa substance s'est accumulée aux pôles en deux calottes achromatiques hémisphériques; elles sont réunies par un fuseau achromatique à stries nombreuses; on distingue dans le plan équatorial des granulations chromatiques assez nombreuses qui représentent les chromosomes. L'existence des deux calottes polaires donne l'impression d'un stade tonnelet; cette apparence a trompé Gruber, qui n'a pas vu les chromosomes ⁽¹⁾. Lorsque la séparation de ceux-ci est effectuée, le noyau, qui avait conservé sa forme jusque-là, commence à s'allonger en tonnelet, et bientôt les chromosomes cessent d'être visibles.

A ce moment, la cellule fille est déjà recouverte d'une membrane; elle reste en communication avec la cellule mère par un gros cordon de protoplasma: c'est dans ce cordon que s'engagent simultanément les extrémités polaires des deux fuseaux; ceux-ci ont pris la forme d'haltères; la rupture se fait au milieu et les nouveaux noyaux se reconstituent.

Il résulte de cette description que les noyaux de l'*Arcella vulgaris* se comportent

⁽¹⁾ GAUBER, *Ueber Kernvermehrung und Schwarmbild. bei Süsswasser Rhizopoden* (Ber. d. nat. Gesells. zu Freiburg, 1892).

comme ceux du *Trepomonas* et des Urédinées: les noyaux d'une même cellule appartiennent à deux lignées parallèles indépendantes. L'avenir nous dira si cette constitution si intéressante aura, comme chez les champignons basidiomycètes, sa répercussion sur le mode de reproduction sexuelle.

LES LOIS DU CLOISONNEMENT.

On considère avec raison les lois d'Hertwig et de Pflueger comme fondamentales ; je les rappelle brièvement.

Selon Hertwig, les deux pôles du fuseau nucléaire viennent se placer dans la direction de la plus grande masse de protoplasma, à peu près de la même manière que la position des pôles d'un aimant est influencée par les particules de fer qui l'entourent. D'après Pflueger, le fuseau nucléaire s'oriente dans le sens de la moindre résistance.

L'étude des Flagellés prouve : 1^o que ces lois n'ont qu'un caractère secondaire ; 2^o qu'elles sont le résultat de modifications introduites dans l'organisme cellulaire au cours de l'évolution.

Chez les Flagellés, en effet, la division est longitudinale ; cependant, très souvent le corps est cylindrique ; le fuseau nucléaire s'établit dans le sens de la plus petite largeur de la cellule et aussi dans le sens de la plus grande résistance, ce qui est contraire à la fois aux lois d'Hertwig et de Pflueger.

C'est que chez les Flagellés, ancêtres des Métaphytes et des Métazoaires, on se trouve en présence d'un cloisonnement primitif qui a pour but de séparer une cellule en deux moitiés symétriques et équivalentes ; ce résultat n'est atteint qu'autant que les divers groupements permanents de la cellule se divisent et portent leurs moitiés à droite et à gauche de l'axe ; de ces groupements et de leur mode de division, nous ne connaissons bien que celui qui est représenté par l'élément nucléaire ; c'est d'après la façon dont il se comporte qu'on peut essayer d'établir les lois primitives du cloisonnement.

La cellule du Flagellé est nettement polarisée, elle possède une extrémité antérieure et une extrémité postérieure ; l'axe cellulaire est l'axe qui passe par le milieu de ces deux extrémités ; si la cellule présente, en outre, une face ventrale et une face dorsale, il existe un plan cellulaire, passant par l'axe et parallèle aux deux faces.

Avec cette organisation, les lois primitives du cloisonnement peuvent être ainsi formulées :

1^o L'axe nucléaire se place perpendiculairement à l'axe cellulaire ou au plan cellulaire, s'il en existe un ;

2° Le plan de division passe par l'axe ou le plan cellulaires; ceux-ci sont déterminés par la morphologie générale de la cellule et la position de ses éléments permanents.

Après avoir formulé ces lois primitives du cloisonnement, j'ai montré comment elles avaient été modifiées au cours de l'évolution et sous quelle influence.

Cet exemple est une nouvelle preuve de la nécessité de se reporter dans l'étude des fonctions à leur point de départ chez les organismes inférieurs.

Observations sur la théorie du cloisonnement.

Comptes rendus, t. CXXXVI.

Cette Note est destinée à montrer sur des exemples probants comment les lois primitives du cloisonnement se sont trouvées modifiées au cours de l'évolution par l'apparition d'une membrane plus ou moins inextensible.

Chez l'*Euglenopsis vorax*, le corps offre une certaine résistance à l'extension en largeur; aussi le fuseau nucléaire est-il tantôt perpendiculaire à l'axe, tantôt plus ou moins oblique; parfois même il se montre complètement parallèle à l'axe; malgré cette dernière disposition, la bipartition du corps reste longitudinale, grâce à une courbure du fuseau à la fin de la division. Il s'agit ici d'une exception remarquable à une loi du cloisonnement considérée comme générale, à savoir que la cloison est perpendiculaire à l'axe nucléaire.

Nous entrevoyons chez l'*Euglenopsis vorax* la cause des différences d'orientation du fuseau: une explication complète va être fournie par le genre *Trachelomonas*, qui possède une coque épaisse faisant obstacle à tout élargissement du corps.

Le *Trachelomonas volvocina* a une forme sphérique: le fuseau nucléaire s'oriente transversalement comme chez les autres Flagellés et la bipartition est longitudinale. Dans le *Trachelomonas lagenella*, au contraire, le corps est allongé, cylindrique; le fuseau nucléaire, d'abord transversal, ne peut subir son extension complète; il effectue une rotation de 180° qui le rend parallèle à l'axe; la bipartition du corps est transversale.

En résumé, on est autorisé à conclure que les lois primitives du cloisonnement se sont trouvées modifiées par l'apparition d'une membrane ou d'une enveloppe inextensible: les lois d'Hertwig et de Pflueger ne sont que l'expression de cette modification intervenue dans la structure cellulaire au cours du développement.

L'APPAREIL LOCOMOTEUR DES FLAGELLÉS ET DES ALGUES INFÉRIEURES.

En février 1899, j'ai signalé (1) la présence chez les Chlamydomonadinées, à

(1) P.-A. DANGEARD, *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (*Le Botaniste*, 6^e série, février 1899, p. 178-180).

l'endroit d'insertion des flagellums, d'un petit nodule chromatique qui pouvait être comparé aux blépharoplastes rencontrés dans la spermatogenèse des Characées, Filicinées, Equisetacées, etc. ; de ce blépharoplaste partait un filet chromatique qu'on pouvait suivre plus ou moins loin, dans la direction du noyau.

Les zoologistes avaient vu, de leur côté, des formations analogues dans les spermatides des Sélaciens, de la Salamandre, du Rat, etc.

L'opinion au sujet de ces corpuscules était assez flottante : les uns voyaient dans les blépharoplastes de véritables centrosomes, alors que les autres les considéraient comme des formations indépendantes de ces derniers éléments.

Dès le début, j'ai fait remarquer que rien n'autorisait à considérer le blépharoplaste des Chlamydomonadinées comme un centrosome ; je donnais au contraire les raisons qui militent contre cette assimilation.

En cette même année 1899, Plenge signalait une relation entre le noyau et le point d'insertion des flagellums, chez les zoospores de Mycétozoaires (¹).

Un peu plus tard, en 1900 (²) et 1904 (³), j'ai indiqué d'une façon plus complète les relations de l'appareil locomoteur avec le noyau chez le *Polytoma uvella* ; du blépharoplaste part un mince filet chromatique ou *rhizoplaste* qui va se terminer sur la membrane nucléaire par un petit renflement ou *condyle*. Cette terminologie est employée maintenant par la plupart des protistologues, qui ont retrouvé ces mêmes relations entre le noyau et l'appareil locomoteur chez un grand nombre de Flagellés.

Je me suis servi de ce caractère pour essayer de rattacher les spermatozoïdes des Métazoaires, et aussi par conséquent les anthérozoïdes des plantes aux Flagellés leurs ancêtres.

Études sur la structure de la cellule et ses fonctions.

Le Botaniste, 8^e série, p. 1-58.

La puissance d'un mot suffit parfois à déterminer un mouvement d'opinion et une direction nouvelle dans les recherches d'histoire naturelle ; sans le *plankton*, beaucoup d'observateurs auraient ignoré à tout jamais la variété des infiniment petits et

(¹) PFLERGE, *Ueber die Verbindung zwischen Geissel und Kern* (*Verh. d. nat.-med. Vereins z. Heidelberg N. F. G.*, Bd III, Heft 1899).

(²) P.-A. DANGEARD, *Étude comparative de la zoospore et du spermatozoïde* (*Le Botaniste*, 8^e série, avril 1901).

(³) P.-A. DANGEARD, *Étude sur la structure de la cellule et ses fonctions* (*Le Botaniste*, 8^e série, avril 1901).

l'intérêt que présentent leurs mœurs et leurs habitudes ; il n'y a là cependant qu'un problème très spécial ; une foule d'autres questions concernant l'organisation de la cellule et ses fonctions ne seront définitivement résolues que par l'étude des organismes inférieurs ; les différenciations cellulaires ont, comme les individus, leur histoire dans l'évolution ; il en est de même des fonctions.

Ces considérations m'ont guidé à nouveau dans ce Mémoire.

Le genre *Polytoma* se trouve placé dans la classification à la base des Chlamydomonadinées ; il forme la transition entre les Flagellés et les Chlorophytes. Bien qu'il ne possède pas de chloroleucite, il fabrique néanmoins de l'amidon dans son protoplasma ; sa reproduction, d'autre part, n'est plus une simple division longitudinale comme chez les Flagellés ordinaires ; elle se fait par sporulation ; enfin on voit apparaître, avec cette sporulation, une conjugaison de gamètes qui marque le début de la reproduction sexuelle.

Ce genre est donc un de ceux qui président à l'établissement d'un nouvel état de choses et qui marquent une direction nouvelle en évolution ; à ce titre il sera souvent consulté, et son étude ne saurait être faite d'une manière trop complète.

De cette étude, je ne retiendrai ici que ce qui a trait à l'appareil locomoteur : le mode de division du noyau dans les sporanges et dans les gamétanges sont des résultats qui sont maintenant classiques.

En étudiant la structure des zoospores, j'ai mis en évidence un filet chromatique partant du blépharoplaste et allant fréquemment s'insérer sur un petit nodule placé à la surface de la membrane nucléaire : j'ai donné le nom de *rhizoplaste* au filet chromatique et le nom de *condyle* au nodule d'insertion.

Le développement des sporanges et celui des gamétanges a été suivi en détail ainsi que la formation des œufs.

Des considérations générales terminent cette monographie.

Comme le *Polytoma* est un ancêtre direct des Métazoaires et des Métaphytes, on peut prévoir que les spermatozoïdes présentent encore quelques traits de ressemblance avec les gamètes du Flagellé que nous étudions ; l'hétérogamie, en modifiant la forme des gamètes isogames, a conservé au spermatozoïde son appareil locomoteur, et celui-ci, *a priori*, devrait présenter des caractères primitifs : si ces caractères sont masqués dans le spermatozoïde adulte, ils devraient tout au moins se retrouver au cours de la spermatogénèse.

Or, si l'on examine la constitution des spermatozoïdes telle qu'elle a été déterminée par les travaux de Moore, de Suzuki, de Korff, on est tout d'abord frappé de la similitude complète d'organisation entre l'appareil locomoteur de ces spermatozoïdes et celui du *Polytoma* ; ainsi, le flagellum est inséré sur un nodule chromatique qui rappelle le blépharoplaste ; ce dernier est rattaché au noyau par un filament chromatique comparable au rhizoplaste, et enfin, au contact du noyau, se trouve un corpuscule chromatique (*endknob*) qui est l'analogue du condyle.

On ne saurait méconnaître l'importance de ce résultat qui semble être la conséquence naturelle et prévue de la parenté des Métazoaires et des Flagellés.

Malheureusement, s'il est incontestable que l'appareil locomoteur offre, dans les deux cas, une similitude parfaite, on est néanmoins obligé, si l'on s'en tient aux observations actuelles sur la spermatogénèse, d'attribuer à ces formations une origine différente.

Note sur la structure du sporange chez le *Cystopus Tragopogonis*.

Le Botaniste, 7^e série, p. 279-281.

Dans cette Note, j'appelle l'attention des histologistes sur une particularité de structure observée à l'intérieur du sporange des *Cystopus*.

Chez les Salsifis, attaqués par ce parasite, on rencontre des conidies avec des noyaux piriformes ; il existe un petit pédicelle qui se termine à la surface de l'ectoplasme par une sorte de bouton ; ces noyaux ont un nucléole de moyenne grosseur qui est situé à l'opposé du pédicelle : le nucléoplasme incolore montre parfois quelques granulations chromatiques ; tous les noyaux d'une conidie sont ainsi rattachés à l'ectoplasme par leur pédicelle.

Cette disposition m'a paru intéressante à signaler ; il est évident que cette relation des noyaux avec l'ectoplasme est trop générale pour être dépourvue de signification.

LA CHROMATINE EXTRANUCLÉAIRE.

La question de la *chromatine extranucléaire* a pris, dans ces dernières années, une place considérable dans les préoccupations des histologistes et des protistologues.

La théorie des *chromidies* et du *réseau chromidial* a été développée en 1902 par R. Hertwig dans un Mémoire qui, depuis, a servi de base à tous les travaux et à toutes les discussions sur ce sujet (1).

R. Hertwig désignait sous le nom de *chromidies* des corpuscules qui sont disséminés dans le protoplasma de l'*Actinosphaerium* et qui se colorent, sous l'influence des réactifs, comme la chromatine ; ils tirent leur origine des noyaux, et dans certains cas on peut voir ceux-ci se transformer en chromidies.

Le nom de *réseau chromidial* était donné par R. Hertwig à un réseau chromatique extranucléaire, qui existe chez les Arcelles et qui forme une sorte d'anneau à la périphérie du corps. D'après ce savant, le réseau chromidial possède la propriété de fournir *directement de nouveaux noyaux* qui serviront à la reproduction, alors que les deux anciens noyaux sont destinés à disparaître par dégénérescence.

Il est facile maintenant de saisir l'importance de ce fait pour le cas où il eût été établi de manière irréfutable.

La question de la *génération spontanée* va s'ouvrir à nouveau, non plus, il est vrai, à propos de la cellule elle-même ou de l'organisme protozoaire qu'elle

(1) R. HERTWIG, *Die Protozoen...* (*Archiv. f. Protist.*, Band I, 1902).

constitue, mais pour un élément de cette cellule, dont l'individualité se trouvait presque consacrée au même titre par l'adage bien connu, cher aux histologistes : *Omnis nucleus a nucleo*.

A l'heure actuelle, les disciples d'Hertwig ne semblent avoir aucun doute sur la naissance de nouveaux noyaux aux dépens d'un réseau chromidial, chez un certain nombre de Protozoaires, et ils ne cachent pas leur espoir d'appliquer ces notions nouvelles aux éléments cellulaires des Métazoaires.

Hertwig a étendu ses observations à d'autres Monothalmes où il a rencontré également un chromidium affectant des dispositions variables : ce réseau chromidial joue un rôle analogue à celui des Arcelles, en particulier dans les *Diffugia globosa* et *pyriformis* et aussi dans l'*Echinopyxis aculeata*; il fournit de petits noyaux secondaires, alors que le noyau primaire est encore « *nachzuweisen* ».

On a, d'autre part, les recherches de Schaudinn sur le *Polystomella* : dans ce genre, les chromidies se transforment en noyaux qui sont utilisés par chaque gamète.

Des phénomènes analogues se passent lors de la reproduction dans le *Centropyxis aculeata* et chez le *Chlamydomphrys stercorea*; à un moment donné du développement, et en rapport avec la reproduction sexuelle, le noyau végétatif entre en dégénérescence et le réseau chromidial ou les chromidies fournissent les noyaux des gamètes.

Il semblerait même que le rôle des chromidies ne puisse faire aucun doute, à la suite du travail de F.-W. Winter sur la structure et le développement du *Peneroplis*; d'après ce savant, la chromatine extranucléaire du *Peneroplis* a, comme chez le *Polystomella*, la valeur de gamétochromidies (¹).

Le *Peneroplis* présente un dimorphisme semblable à celui des autres Foraminifères; il accompagne l'alternance de la génération asexuelle, représentée par les agamontes donnant les agamètes et par les gamontes fournissant les gamètes. Les individus agamontes renferment des noyaux sphériques ou allongés qui semblent se multiplier par une sorte de *division multiple*; à la fin, le protoplasma est rempli de particules chromatiques ou chromidies : « *Sobald der Agamet auskriecht und herumwandert, sind Stellen grosserer und geringer Dichte der fein verteilten Chromatinsubstanz deutlicher wir haben wieder einen mehr netzigstrahnigen Charakter vor uns* » (²). »

Les agamètes donnent en se développant des gamontes; les particules chro-

(¹) F. WINTER, *Zur Kenntnis d. Thalamophoren* (*Arch. f. Protist.*, Bd. X, 1907).

(²) F. WINTER, *loc. cit.*, p. 101.

matiques très nombreuses, disséminées dans le cytoplasme, n'ont pas de forme déterminée; plus tard, un certain nombre d'entre elles se réunissent et forment, sans qu'on puisse suivre en détail le phénomène, un gros *macronucleus* ou noyau végétatif; il rappelle par sa structure les noyaux des agamontes; en dehors de lui, la chromatine sexuelle est répandue dans le protoplasma sous forme d'une multitude de particules chromatiques. Tandis que le *macronucleus* entre en dégénérescence, ces petites chromidies s'organisent en noyaux qui probablement se divisent par mitose, avant de donner le noyau ordinaire des gamètes.

Les mêmes phénomènes se rencontreraient avec quelques variantes chez les Amibes, d'après divers observateurs, en particulier Schaudinn.

Schaudinn a tiré de ces observations un certain nombre de conclusions.

Les noyaux ordinaires, appelés à mourir tôt ou tard par dégénérescence, sont des noyaux végétatifs comparables au *macronucleus* des Infusoires : les chromidies qui engendrent les noyaux sexuels correspondent au *micronucleus*; les organismes protozoaires auraient ainsi des noyaux de deux sortes, comme les Infusoires : les uns de nature purement végétative et comparables au *macronucleus*; les autres sous forme de chromidies ou des noyaux qui en dérivent contiendraient la chromatine sexuelle au même titre que le *micronucleus*.

On a fondé sur ces différences toute une théorie de la sexualité qui tient une grande place dans les Mémoires récents relatifs à la Protistologie.

J'ai montré qu'il y avait une exagération évidente dans le rôle attribué à la chromatine extranucléaire : la théorie de la génération spontanée des noyaux, aussi bien que celle qui attribue à la cellule des Protozoaires, et par extension à celle des Métazoaires, un double noyau, ayant des fonctions différentes, ne reposent à l'heure actuelle sur aucun fait probant.

J'en ai donné la preuve en examinant les travaux qui se rapportent aux trois principales directions suivies en vue d'élucider ces problèmes.

1^o La théorie de la génération spontanée des noyaux a vu le jour dans des études sur l'*Arcella vulgaris*. Or, il résulte de mes recherches que les noyaux des Arcelles se transmettent par mitose conjuguée aux générations qui se succèdent; le chromidium rentre dans la catégorie des somatochromidies, sans aucun rôle dans les phénomènes sexuels, s'il en existe; toutes les erreurs qui se sont accumulées à propos de la reproduction des Arcelles ont été occasionnées par des faits de parasitisme. *L'erreur qui consiste à faire naître des noyaux aux dépens du CHROMIDIUM des Arcelles est à rapprocher de celle qui consistait à attribuer autrefois la naissance des grenouilles au simple limon des marais.*

En ce qui concerne le chromatisme extranucléaire chez les Amibes, on doit faire les mêmes remarques.

Dans les nombreuses espèces d'Amibes que j'ai étudiées, les chromidies existent au moment de l'enkystement; ces chromidies se montrent tout au début de la formation du kyste; elles sont plus ou moins nombreuses; elles forment, soit des corpuscules compacts de chromatine, soit des sphérules granuleuses; ces chromidies sont disposées autour du noyau qui occupe le centre. Il est assez naturel de supposer que la chromatine de ces chromidies est en relation avec l'activité nucléaire; mais si cette chromatine provient du noyau, elle n'en sort qu'à l'état dissous, pour aller se déposer ensuite dans le cytoplasme. J'ai des doutes sérieux sur l'exactitude des descriptions d'auteurs qui admettent que des chromidies sortent du noyau à travers la membrane. Les chromidies des Amibes disparaissent dans les kystes plus âgés et le cytoplasme devient achromatique; le noyau lui-même, qui continue à occuper le centre du kyste, paraît beaucoup moins chromatique qu'auparavant.

Rien ne permet de croire qu'il existe chez les Amibes, ainsi que la chose a été admise tout d'abord, une formation de noyaux aux dépens des chromidies; on doit même éviter avec soin d'employer pour ces formations le nom de noyaux somatiques; il s'agit simplement d'une substance qui circule dans la cellule et peut se déposer dans le cytoplasme, d'une façon transitoire ou permanente; en comparant des chromidies à des noyaux, on commet une erreur semblable à celle qui consisterait à ranger les grains d'amidon dans la catégorie des chromatophores.

Reste le cas des Foraminifères que je n'ai pas étudié : ces êtres ont une organisation très compliquée, leur étude présente des difficultés particulières; aussi doit-on être très prudent dans l'appréciation des résultats annoncés, alors surtout que la théorie d'Hertwig a été reconnue fausse sur des êtres aussi faciles à étudier que les Amibes et les Arcelles.

Il est à remarquer que chez les organismes dont le protoplasma renferme de nombreux noyaux, ceux-ci se divisent en même temps; ils passent simultanément par les mêmes stades : c'est un fait que j'ai signalé à plusieurs reprises, en particulier chez les Vampyrelles. Or, rien ne ressemble plus à des chromidies disséminées dans le protoplasma qu'un grand nombre de petits noyaux en mitose simultanée. Le fait est frappant chez les Vampyrelles, mais il est encore plus probant, comme point de comparaison avec les Foraminifères, si l'on se reporte aux *Synchytrium*. Le sporange primaire des *Synchytrium* possède un très gros noyau; après un grand nombre de bipartitions, on arrive avec les sporanges secondaires à des éléments nucléaires très petits; dans les dernières mitoses qui accompagnent la formation de ces sporanges secondaires, le protoplasma semble rempli de petits granules chromatiques sans individualité; il

ressemble tout à fait comme aspect au protoplasma du *Perenoplis*, avant la formation des gamètes. Si le *Synchytrium* offrait les mêmes difficultés d'observations que les Foraminifères, on aurait sûrement quelque doute sur la parenté des noyaux des zoospores avec le gros noyau du début.

La conclusion générale est qu'à l'heure actuelle et contrairement à l'avis des protistologues de l'école de R. Hertwig, l'individualité de l'élément nucléaire n'est nullement menacée; il n'existe pas de *génération spontanée de noyaux*.

Le détail de mes recherches sur cette question se trouve dans mon Mémoire : *Etudes sur le développement et la structure des organisme inférieurs*, avec 33 planches, mai 1910.

LE NOYAU ET SON MODE DE DIVISION.

Partisan de l'origine monophylétique des organismes vivants, j'ai pensé qu'il devait être possible de retracer l'histoire du noyau, comme on le fait pour la cellule elle-même en suivant ses diverses transformations.

La *grosseur* du noyau chez les organismes inférieurs est, d'une manière générale, en relation étroite avec le volume de la cellule; les plus gros noyaux ont été rencontrés chez l'*Arcella vulgaris*, le *Pelomyxa vorax*, le *Vacuolaria virescens*, etc.; les plus petits ont été vus dans les formes dissociées de l'*Anthophysa vegetans*, dans les *Spongomonas*, le *Scytomonas pusilla*, etc.; le diamètre du noyau a ainsi montré des différences qui s'étendent de 1 à 2 μ jusqu'à 30 μ et davantage. La *position* du noyau est, en général, la même pour les cellules d'une même espèce : théoriquement le noyau occupe le centre de la cellule; la constatation est facile à faire pour les amibes et pour leurs kystes, lorsque ceux-ci sont uninucléés.

Si la cellule est polarisée avec une extrémité antérieure et une extrémité postérieure comme chez les Flagellés, on observe trois manières d'être différentes, reliées entre elles par de nombreux intermédiaires :

1° Le noyau occupe sensiblement le milieu du corps, comme chez le *Bodo caudatus*, le *Vacuolaria virescens*, l'*Euglenopsis vorax*, etc.;

2° Il est situé au voisinage de la partie antérieure comme chez les *Monas*, les *Anthophysa*, les *Codosiga*, les *Codonocladium*, etc.; on est porté à croire que cette situation du noyau à l'avant correspond ici à une répartition spéciale du protoplasma de la cellule : tout le protoplasma de la partie postérieure du corps correspond plus spécialement au trophoplasme de Strasburger; c'est là que se

trouvent les vacuoles nourricières : c'est là également que s'accumule chez les formes dissociées d'*Anthophysa* le gros globule de leucosine.

Chez les *Monas*, le noyau n'est séparé de la surface du corps que par un faible intervalle ; chez le *Trepomonas agilis*, les deux noyaux forment une véritable bordure à la cellule, dans sa partie antérieure, constituant ainsi une exception des plus remarquables à la théorie.

3° Le noyau est assez rarement situé à la partie postérieure du corps : cette disposition existe cependant chez les Cryptomonadinées, où elle se rencontre chez le *Chilomonas Paramœcium* et les diverses espèces de *Cryptomonas*.

La forme du noyau est sphérique, sauf au moment des divisions ; mais sa substance est assez malléable pour qu'il puisse présenter des déformations plus ou moins étendues, s'il est comprimé par des enclaves ; c'est ainsi que chez le *Cryptomonas ovata* j'ai trouvé des noyaux dont la surface se moulait exactement sur celle des gros corpuscules qui remplissent certaines cellules et ressemblent à du paramylon.

La structure du noyau, lorsqu'on l'envisage chez les divers genres d'organismes inférieurs, semble présenter des différences assez grandes.

En réalité, on y distingue toujours une membrane nucléaire, du nucléoplasme et un nucléole, plus rarement deux.

Le nucléoplasme se montre assez souvent avec une structure homogène et achromatique, comme chez beaucoup d'Amibes et de Monadinées ; mais il est bien rare qu'au moment de la division, des granules chromatiques n'y apparaissent pas, précédant la différenciation des chromosomes.

Fréquemment aussi, le nucléoplasme est abondant ; sa substance renferme alors des granules chromatiques ou des filaments ; cette structure se voit particulièrement bien chez les *Arcella*, les *Chilomonas*, les *Peranema*, etc.

Le nucléole a une importance extrêmement variable : le plus souvent il est compact ; cependant chez certaines amibes du groupe *limax*, sa structure est annulaire ; il est formé par un anneau chromatique limitant une partie centrale moins colorée. Le nucléole est réduit parfois à un corpuscule central très petit, comme chez les formes *Monas* de l'*Anthophysa vegetans* ; mais souvent la substance nucléolaire est abondante et le nucléole forme une grosse sphère.

Il existe certainement une relation étroite entre la quantité de substance nucléolaire renfermée à l'intérieur du noyau et les divers aspects que prend ce noyau pendant la division.

J'ai distingué dans le mode de division du noyau un certain nombre de cas.

1° La division du noyau se fait sans qu'à aucun moment il y ait apparence de chromosomes ou de spirème ; il s'agit alors d'amitose proprement dite.

Les exemples sont beaucoup moins nombreux qu'on ne le supposerait tout d'abord, et encore doit-on faire les plus expresses réserves sur leur signification.

J'ai rencontré un cas de ce genre dans l'*Amæba limax* variété δ , où le nucléole annulaire se sépare simplement en deux calottes qui s'éloignent l'une de l'autre, sans que le nucléoplasme montre de chromosomes; si l'absence de chromosomes au stade de la plaque équatoriale se confirmait, on aurait une sorte d'amitose rappelant celle qui a été décrite par Schaudinn dans l'*Amæba crystalligera*.

J'ai fait les mêmes constatations pour deux Eugléniens, l'*Euglenopsis vorax* et le *Scytomonas pusilla*: le schéma de la division est bien celui des autres Eugléniens: le nucléole s'allonge en prenant l'aspect d'une haltère, mais le nucléoplasme reste homogène et ne laisse pas voir les chromospires telles qu'elles existent chez les autres Eugléniens. On se trouve en face de deux hypothèses: il est possible qu'on soit en présence d'une véritable amitose primitive de laquelle dérive l'haplomitose des autres Eugléniens; mais il n'est pas impossible également que ces noyaux possèdent un véritable spirème qui reste invisible à cause de la petitesse des éléments nucléaires.

L'amitose, au sens propre du mot, est excessivement rare chez les organismes inférieurs.

2° L'haplomitose est un mode de division nucléaire que j'ai fait connaître dans des recherches sur les Eugléniens: *il est caractérisé par le fait que le spirème ne donne pas naissance à des chromosomes, mais à de simples chromospires; le nucléole s'allonge et se sépare en deux parties qui entraînent chacune une moitié du spirème.*

3° Le nom de téléomitose doit être réservé à la division indirecte du noyau, quelle que soit la façon dont se comporte le nucléole; *pour qu'il y ait téléomitose, il suffit qu'il existe au moment de la division des chromosomes à répartir entre les deux noyaux frères.*

Mais on conçoit que cette téléomitose n'a pas montré du premier coup et surtout des caractères identiques: le but à atteindre était une répartition exacte de la chromatine entre les deux noyaux frères; pour arriver à ce résultat, il y a eu des essais, des tâtonnements dont on retrouve encore la trace.

Si l'on met en parallèle le groupe des Eugléniens, avec son mode de division uniforme chez tous les genres et chez toutes les espèces, et le groupe des Amibes, on est frappé de voir que chez ces dernières, qui se distinguent à peine les unes des autres au point de vue morphologique, la division du noyau se fait suivant plusieurs modes différents.

Mais, en réfléchissant à cette apparente anomalie, on s'aperçoit qu'elle est due à la position même qu'occupent les Amibes dans la systématique; elles

représentent un centre d'évolution duquel se sont détachés les Rhizopodes, les Flagellés et toutes les familles qui dérivent des Flagellés. Or les différences que l'on constate actuellement dans le mode de division nucléaire des Amibes est sans doute la reproduction fidèle des essais, des tâtonnements, des variations qui se sont produits autrefois à la naissance de chaque série évolutive partant des Amibes.

La destinée de chacune de ces séries était liée sans doute de façon étroite à la perfection acquise par les phénomènes de karyokinèse.

D'autre part, nous ne voyons guère ailleurs d'explication plausible au fait que la karyokinèse se passe d'une manière identique dans certaines Amibes et dans les cellules des organismes supérieurs.

Dans ces conditions, l'étude de la division du noyau chez les Amibes prend un intérêt très grand.

En dehors de la division directe qui devra être l'objet de nouvelles recherches, on distingue chez les Amibes deux cas de téléomitose qui, en apparence du moins, semblent très différents.

a. Dans le premier, le nucléole prend une importance considérable par rapport au volume total du noyau ; ce mode se rencontre dans diverses formes du type de l'*Amæba limax*.

Le nucléole se divise en deux moitiés qui forment les deux calottes polaires du fuseau : des granulations chromatiques, représentant les chromosomes, se disposent en une plaque équatoriale très régulière.

L'ensemble du noyau qui à ce stade possède un contour elliptique s'allonge et prend la forme d'une navette ; les chromosomes, après leur bipartition, deviennent moins distincts, et un peu plus tard, on les trouve groupés de chaque côté en un amas chromatique qui a un aspect claviforme au moment de la séparation définitive.

A l'anaphase, les noyaux en reconstitution possèdent donc une calotte polaire provenant de l'ancien nucléole, un amas chromatique représentant la fusion des chromosomes et un peu de nucléoplasme incolore.

Chaque noyau, à l'état de repos, montre à nouveau une membrane nucléaire, un très gros nucléole qui est constitué pour une part d'une calotte polaire, à laquelle paraît s'être ajoutée la chromatine des chromosomes.

Il est extrêmement difficile d'établir avec ce mode de division l'origine des chromosomes, et dans le cas où il s'agirait de formations permanentes, leur état dans le noyau au stade de repos ; il semble qu'ils viennent du nucléole à la prophase et qu'ils y retournent à l'anaphase.

En réalité, on pourrait admettre, et je penche pour cette hypothèse, que

les chromosomes sont indépendants du nucléole et qu'ils se chargent d'une partie de la chromatine du nucléole au moment de la division, chromatine qui reprend ensuite sa place dans le nucléole.

Cette hypothèse a l'avantage de permettre un rapprochement avec la téléomitose normale ; la différence consisterait simplement dans la persistance ici de l'individualité du nucléole et dans une répartition moins exacte de la chromatine par les chromosomes.

b. La division nucléaire des *Bodo* ne diffère guère de la précédente ; le nucléole se divise en deux corpuscules polaires ; mais la répartition de la chromatine sur les chromosomes est moins nette et sujette à des variations.

Cette chromatine apparaît à la prophase, dans le nucléoplasme, sous forme d'un arc chromatique qui devient ensuite massif.

On observe alors deux manières d'être : ou bien cet amas chromatique se sépare simplement en deux masses d'aspect claviforme, ou bien il se différencie en plusieurs bâtonnets qui subissent une division transversale, avant d'accompagner dans leur éloignement les corpuscules polaires.

L'aspect du noyau à l'anaphase est exactement semblable chez les *Bodo* à celui du même stade chez l'*Amæba limax*.

Wahlkamp a d'ailleurs signalé ce fait intéressant que la division chez la forme d'*Amæba limax* qu'il a étudiée présente deux manières d'être : la chromatine reste massive ou se différencie en bâtonnets analogues à ceux que j'ai trouvés dans le genre *Bodo*.

D'après ces diverses observations, les Flagellés de la série des *Bodo* ont leur point de contact, semble-t-il, avec les Amibes du type *limax*.

Les groupes en cul-de-sac, comme celui des Euglénien, semblent se rattacher par leur mode de division nucléaire à des Amibes ne possédant que l'amitose, ou tout moins une karyokinèse très imparfaite, à caractère variable, comme celle de l'*Amæba limax* ou des *Bodo*.

C'est également au type de l'*Amæba limax* qu'il faut rattacher la karyokinèse des Arcelles dont j'ai donné une description très complète.

Il est difficile de se prononcer actuellement sur l'importance en systématique des phénomènes nucléaires si intéressants que j'ai décrits dans le *Chilomonas Paramæcium* ; il s'agit évidemment d'une téléomitose possédant des caractères particuliers ; une conclusion serait prématurée en ce moment.

c. D'autres Amibes, comme l'*Amæba Gleichenii*, ont acquis la téléomitose ordinaire. J'en ai donné une description complète en étudiant cette espèce.

Ici, la substance du nucléole disparaît complètement au cours de la mitose ; il existe un spirème qui se fragmente en un nombre fixe de chromosomes ; le

fuseau est normal, sans corpuscules polaires ni centrosomes ; le stade de la plaque équatoriale est très net ; les chromosomes se séparent en deux groupes qui forment deux plaques chromatiques égales ; ces deux plaques, en s'éloignant, restent parallèles ; il en résulte un stade tonnelet caractéristique.

Les divers aspects de l'anaphase reproduisent en sens inverse ceux de la prophase, comme dans la mitose des organismes supérieurs ; les chromosomes s'unissent en un spirème qui devient indistinct dans le nucléoplasme, et la substance nucléolaire apparaît pour donner le nouveau nucléole.

C'est ce même mode de division que j'ai étudié autrefois chez les Chlamydomonadinées et le *Polytoma uvella*.

Je l'ai retrouvé chez l'*Amœba Chattoni*, *Amœba paradoxa*, le *Cochliopodium bilimbosum*, les *Cercomonas*, les *Monas*, les *Anthophysa*, etc.

Il semble qu'on soit autorisé à penser qu'à côté de la série évolutive des Flagellés, qui se rattachent, comme les *Bodo*, au type de l'*Amœba limax*, il en existe une autre qui a son point de départ avec les Amibes du type *A. Gleichenii* ; cette dernière conduit, par les *Monas*, au *Polytoma uvella* et aux Chlamydomonadinées. De là, cette série se continue, avec le même mode de division, du côté des Métaphytes et des Métazoaires.

On aurait ainsi un ensemble de faits concordants qui justifient la parenté des organismes supérieurs avec les Flagellés analogues au *Polytoma uvella*.

Dans ma théorie de la sexualité, en effet, j'ai suivi, à partir de cette dernière espèce, l'évolution de la reproduction sexuelle et montré son importance dans le développement des végétaux et des animaux.

Il y aurait une concordance qu'on pourra chercher à rendre plus précise, entre l'existence d'une téléomitose normale et celle de la fécondation ordinaire.

En d'autres termes, la téléomitose, qui assure la répartition mathématique de la chromatine des chromomères et des chromosomes aux nouveaux noyaux, aurait été nécessaire à l'évolution normale de la sexualité.

Étude du noyau dans quelques groupes inférieurs de végétaux.

Lc Botaniste, 1^{re} série, 1889, p. 208-210.

Les observations contenues dans cette Note, signalent la présence de noyaux dans les Vampyrellées, les Synchytriées, les Ancylistées ; elles témoignent que dès le début de mes recherches je m'étais familiarisé avec les difficultés de la technique histologique.

Contribution à l'étude des organismes inférieurs.

Le Botaniste, 2^e série, p. 33.

Les Vampyrelles sont des organismes tout à fait primitifs qui étaient placés dans le groupe des Monères.

On sait qu'Haeckel réunissait sous ce nom tous les organismes inférieurs constitués par du protoplasma sans noyau.

Je montre dans cette Note que les Vampyrelles possèdent des noyaux et j'indique leurs caractères.

Étude de la karyokinèse chez l'*Amæba hyalina* sp. nov.

Le Botaniste, 7^e série, p. 49-82, avec planche.

Dans ce Mémoire, j'appelle l'attention, en décrivant la division du noyau chez l'*Amæba hyalina*, sur les différences nombreuses que présente la structure du noyau chez les Amibes : ces différences correspondent à un mode particulier de division : ainsi on connaît à l'heure actuelle, la division directe par étirement et la division directe par cloisonnement ; on sait également que la karyokinèse peut se faire suivant deux modes sensiblement différents. Ces essais, ces tâtonnements, qui ne se retrouvent nulle part ailleurs, indiquent que l'évolution s'est exercée ici de façon toute spéciale et que le groupe des Amibes est la souche d'où partent de nombreux rameaux. Il devient évident que le noyau a subi de bonne heure dans son mode de division une série de modifications et de perfectionnements étroitement liés aux progrès d'ordre morphologique et physiologique ; il était intéressant de montrer que cette évolution correspond dans ses grandes lignes aux principaux groupes primaires animaux et végétaux ; ce but a été poursuivi dans mes publications ultérieures.

Étude de la karyokinèse chez la *Vampyrella vorax*.

Le Botaniste, 7^e série, p. 131-158, avec planche.

Dans ce Mémoire, j'arrive à établir le mode de division du noyau chez les Vampyrelles : il s'agit d'une karyokinèse présentant les caractères suivants :

1^o Les chromosomes prennent naissance dans le nucléole ; 2^o celui-ci fournit en outre le plancher chromatique de la plaque équatoriale ; 3^o le fuseau se forme aux dépens du nucléoplasme, qui reçoit à cet effet du nucléole une certaine quantité de chromatine ; 4^o il existe aux pôles du fuseau un corpuscule qui peut être assimilé à un centrosome.

La part prise par le nucléole dans la constitution du fuseau ressort nettement de la

diminution de volume qu'il subit ; le disque de la plaque équatoriale avec ses chromosomes ne représente en effet qu'une fraction du volume total du nucléole.

Cette étude me permet de prendre parti au sujet de la cause qui provoque la division nucléaire.

Pour beaucoup d'auteurs, le *primum movens* de la segmentation est représenté par les sphères attractives ou archoplasmiques ; pour Carnoy et Lebrun ⁽¹⁾, ce sont des corpuscules d'origine nucléaire.

L'étude du sporange des Vampyrelles est de nature à fournir quelques éclaircissements à cette question si controversée.

En plaçant à l'intérieur du noyau le *primum movens* de la karyokinèse, il est déjà difficile d'expliquer la division simultanée des deux noyaux dans un article d'Urédinée ⁽²⁾ ; cependant, on peut à la rigueur soutenir que ces noyaux étant du même âge étant placés dans des conditions identiques, doivent passer exactement par les mêmes stades. Lorsqu'il s'agit de quatre, huit ou seize noyaux, comme dans les gamétanges du *Chlorogonium euchlorum* ⁽³⁾, la raison invoquée tout à l'heure subsiste encore, mais elle devient moins satisfaisante ; elle perd sa valeur lorsqu'on envisage le sporange des Vampyrelles.

Ici, les noyaux n'ont pas le même âge ; ils proviennent d'individus différents, puisque ce sont des plasmodes qui forment les sporanges ; ils sont parfois très nombreux ; ils sont éloignés les uns des autres. Comment expliquer la simultanéité de la division et la concordance entre les divers stades de la prophase et de l'anaphase en plaçant le *primum movens* à l'intérieur de chaque noyau ? Cela est impossible.

Ce n'est pas du noyau que doit partir le signal de la karyokinèse, contrairement à l'opinion de Carnoy ; mais ce n'est pas davantage des sphères attractives, ainsi que l'admettent Van Beneden, Boveri et un grand nombre d'autres savants ; car les objections qui s'appliquaient tout à l'heure à un facteur d'origine nucléaire, ont tout autant de force s'il s'agit d'éléments figurés de nature cytoplasmique, associés à chaque noyau : la coordination ne peut être obtenue que par un agent unique qui réside dans le protoplasma et agit à la fois dans toutes ses parties.

On se trouve ainsi conduit à penser que le *primum movens* de la karyokinèse dépend d'un état particulier du cytoplasme, d'une réaction s'effectuant dans sa masse, peut-être d'une sécrétion ; la substance active est liquide ou gazeuse, elle agit au travers de la membrane nucléaire et réveille l'énergie latente des divers éléments du noyau.

J'ai comparé les noyaux du sporange des Vampyrelles à des soldats faisant l'exercice sous la direction d'un chef qui assure la régularité des mouvements : il transmet des ordres qui sont exécutés avec précision. Dans la karyokinèse, le commandement vient du cytoplasma.

⁽¹⁾ J.-B. CARNOY et H. LEBRUN, *La fécondation chez l'Ascaris megalocephala* (*La Cellule*, t. XIII, 1^{er} fascicule, p. 173-174).

⁽²⁾ SAPPIN-THOUFFY, *Recherches histologiques sur les Urédinées* (*Le Botaniste*, 5^e série).

⁽³⁾ P.-A. DANGEARD, *Recherches sur les Chlamydomonadinées* (*Le Botaniste*, 6^e série, p. 96).

Observations sur le développement du *Pandorina Morum*

Le Botaniste, 7^e série, p. 192-208, 5 planches.

Les cellules d'une colonie de *Pandorina Morum* possèdent exactement la structure d'un *Chlamydomonas* ou d'un *Carteria* :

Le noyau comprend une membrane nucléaire, un nucléole et du nucléoplasme ; ce dernier est chromatophile ou achromatique, selon les individus ; il devient granuleux ou reste homogène, totalement ou en partie.

Kofoïd, a indiqué comment la colonie cupuliforme formée de seize cellules rejoint ses bords au stade trente-deux ; il constate que l'orifice de la coupe est toujours situé du côté extérieur ; il en conclut que la *partie interne* des zoospores d'une colonie sphérique provient de la *partie externe* de la cellule mère. Pendant la division, les noyaux continuent d'occuper une position voisine de l'extrémité interne des cellules (dans la nouvelle colonie) ; c'est seulement lorsque ces divisions sont terminées que les noyaux viennent prendre leur position ordinaire au centre de la cellule ; c'est peut-être le résultat de la croissance du chromatophore.

Kofoïd a pensé que la *partie postérieure des zoospores d'une nouvelle colonie pouvait provenir de la partie antérieure de la cellule mère* ; il a été trompé par les apparences.

La Note donne la solution de quelques problèmes relatifs à l'organisation et au développement des colonies ; elle indique aussi la voie à suivre pour combler les lacunes qui existent encore dans l'étude des autres genres de Volvocinées. Comme il a été possible de compter les chromosomes dans la karyokinèse, la détermination du moment où se produit la réduction chromatique n'est plus qu'une question de temps ; on apprendra aussi probablement par l'étude de la division nucléaire pourquoi, dans certains genres, il existe une distinction en cellules somatiques et cellules reproductrices. N'oublions pas que tout ce qui touche à ces Volvocinées peut prendre d'un moment à l'autre une grande importance, les Chlamydomonadinées sont la souche des Chlorophytes ; il est probable que ce sont des Volvocinées incolores qui ont donné naissance aux Métazoaires.

BACTÉRIACÉES VERTES ET SULFURAIRES.

En 1880, Van Tieghem décrivait deux espèces de Bactéries vertes : l'une désignée sous le nom de *Bacterium viride*, avait été rencontrée couvrant d'un mince dépôt la concavité d'un chapeau de Polypore ; la seconde, appelée *Bacillus virens*, se trouvait parmi des *Spirogyra*, au milieu d'une eau contenant des plantes.

Bien que Van Tieghem ait décrit la formation des spores endogènes dans ces espèces, un doute est resté sur leur nature.

Ainsi E. de Wildeman est tenté de rapprocher ces deux Bactéries vertes du

Stichococcus bacillaris qui est une Algue chlorophycée⁽¹⁾. Macé, de son côté écrit : « Aucun caractère de culture n'a été donné pour ces deux espèces qui n'ont pas encore été retrouvées par d'autres observateurs. La matière colorante verte n'a pas été étudiée ; c'est sans aucune raison positive que beaucoup la considèrent comme la substance chlorophyllienne ».

J'ai publié deux Notes sur les Bactéries vertes : la dernière complétée par des observations inédites ne laisse aucun doute sur l'existence de Bactéries renfermant de la chlorophylle : elles forment un passage direct aux Cyanophycées : elles sont phototactiques et présentent à ce point de vue des propriétés remarquables signalées au Chapitre traitant de la Physiologie générale.

Contribution à l'étude des Bactériacées vertes.

Le Botaniste, 2^e série, 1890, p. 151-160, avec 1 planche.

Dans le cours de mes recherches sur les algues d'eau douce, j'ai eu l'occasion d'en rencontrer une dont les allures et le mode de sporulation fixèrent particulièrement mon attention ; elle s'était développée en formant un feutrage sur les parois des flacons de culture ; ses filaments étaient minces, flexibles et très longs ; bien qu'aucun chromatophore ne fût visible, la plante n'en offrait pas moins une teinte verte très appréciable ; cette algue formait des spores endogènes à la manière des Bactériacées.

Cette algue a été décrite sous le nom d'*Eubacillus multisporus* : j'ai réuni dans ce même groupe des *Eubacillus*, cinq autres espèces décrites par L. Klein et qui, ayant des filaments végétatifs de couleur gris argenté, donnent des spores ayant une couleur bleue verdâtre. Ce groupement est évidemment provisoire. Le fait pour les organismes d'avoir des spores colorées en vert, ainsi que Klein et moi l'avons observé, constitue une exception tellement grande qu'on peut hésiter à placer définitivement ces organismes parmi les Bactéries. La formation de spores endogènes éloigne par ailleurs ces espèces des familles connues d'Algues chlorophycées.

Ces Algues sont si rares qu'à l'heure actuelle aucun Mémoire nouveau n'a paru à leur sujet. Quand on les retrouvera, il sera utile d'en faire l'histologie, afin de s'assurer si elles ne correspondraient point à des Conjuguées primitives.

Note sur deux Bactériacées vertes.

Bull. Soc. Bot., t. LVI, 1909, p. 322.

Il s'agit de la découverte de deux espèces, l'une filamenteuse, la seconde formée par des bâtonnets.

⁽¹⁾ E. DE WILDEMAN, *Sur l'Ulothrix flaccida Kutz. et le Stichococcus bacillaris Næg.* (*Société royale de Botanique de Belgique, Bulletin*, t. XXVII, 2^e Partie).

L'espèce filamenteuse pourrait être rapprochée de celle qui a été décrite par Van Tieghem sous le nom de *Bacillus virens*; ce savant la considérait comme très commune, et cependant personne ne l'a étudiée ni signalée, à notre connaissance, depuis sa découverte en 1880. Suivant la description qui en a été donnée, les filaments sont très étroits, d'un vert pur, tirant sur le jaune, ordinairement immobiles, mais parfois doués de mouvements, formés d'articles assez longs et ressemblant beaucoup pour la dimension et la structure à un Bacille, par exemple le *Bacillus anthracis*. Je ferais ici une remarque : dans le *Bacillus anthracis*, le diamètre varie de $1\ \mu$ à $15\ \mu$; les filaments de notre Bacille vert ont sensiblement tous le même diamètre qui est de $1\ \mu$. La couleur est bien celle du *Bacillus virens*; la teinte verte est celle de la chlorophylle, avec parfois une nuance plus jaune. Le pigment imprègne le protoplasma, car lorsque des articles du même filament sont éloignés l'un de l'autre, la membrane, dans l'espace qui les sépare, se montre incolore. Il faut noter également que certains filaments possèdent en dehors de la membrane une gaine gélatineuse.

La seconde espèce est formée de bâtonnets associés de diverses manières; ils sont très petits; au lieu d'être renflés à leur extrémité comme dans le *Bacillus chlororaphis*, ils ont plutôt un contour elliptique. Si les dimensions de chaque élément ne varient guère, il en est tout autrement de la façon dont ils sont associés. On peut distinguer les états suivants :

1° Les bâtonnets sont libres dans le liquide; malgré leur petitesse, on constate cependant que le pigment vert imprègne toute la cellule; ces bâtonnets sont excessivement mobiles et sont sensibles à la lumière comme ceux du *Bacillus chlorinus* d'Engelmann.

2° Les cellules, en restant réunies bout à bout en chapelet, constituent des filaments de longueur variable qui sont libres ou enchevêtrés les uns dans les autres; comme les bâtonnets sont assez courts, l'aspect rappelle celui des Streptocoques. Ces filaments sont parfois mobiles.

3° Une autre forme que je considère comme caractéristique et qui m'a longtemps intrigué est celle-ci. Les bâtonnets au nombre de 20 à 30 sont réunis en une colonie régulière de la grosseur, de la forme et de la couleur d'un *Chlamydomonas*. Très fréquemment, la colonie est séparée en son milieu par une ligne incolore qui la fait paraître double. Ces formations sont incluses dans la gelée des Sulfuraires. Lorsque ces colonies se trouvent libres dans le liquide, elles se meuvent à la façon d'une Volvocinée. J'ai douté longtemps de ce mouvement pensant que le déplacement était dû à l'action des cils vibratiles d'Infusoires situés dans le voisinage; il a fallu se rendre à l'évidence. La colonie tourne sur elle-même en progressant : elle s'arrête, repart, va un moment dans une direction, revient et avance dans une autre. La rotation régulière du corps pendant la marche est remarquable : il s'agit d'un mouvement rythmé comme celui d'une Volvocinée. J'ignore si des faits du même genre ont été signalés chez les Bactériacées; il y a là un stade du développement intéressant et qui ne saurait être confondu avec les colonies ordinaires.

4° Les bâtonnets peuvent rester associés en formant un réseau à mailles assez régulières. Je n'ai trouvé cette forme que deux ou trois fois.

5° Les cellules se développent en donnant des colonies de dimensions variables qui forment un revêtement membraneux à la surface du support.

Note sur la structure d'une Bactériacée.

Bull. Soc. Bot., t. LVI, 1909.

Parmi diverses Bactériacées sulfureuses cultivées dans mon laboratoire, se trouvait une espèce de grande taille, le *Chromatium Okenii*; j'ai profité de son abondance relative pour essayer de vérifier les observations déjà nombreuses relatives à cette espèce (Mitrophanow, Butschli, etc.).

Mon but était seulement de me faire une opinion personnelle sur la structure des Bactériacées, ayant toujours été très perplexe lorsque j'ai eu à traiter ce sujet dans mon enseignement.

Chacun sait, en effet, combien il est difficile de prendre parti dans cette question, où les opinions les plus contradictoires sont soutenues par des savants d'égale compétence.

J'expose dans cette Note l'impression qui m'est restée de cette étude : je montrerai également qu'on a négligé jusqu'ici un point de l'organisation des Bactériacées qui est pourtant susceptible d'être pris en sérieuse considération tant dans la controverse relative au noyau que dans la discussion des affinités.

Le *Chromatium Okenii* a la forme d'un gros bâtonnet ; sa longueur atteint 15 μ environ ; dans les cultures, on le rencontre par groupes de huit ou dix individus qui sont en voie de division ; on le trouve également nageant dans le liquide au moyen d'un long flagellum inséré à l'avant du corps. Dans ce mouvement de propulsion, le corps tourne sur lui-même ; cette rotation, qui ressemble à celle qu'on observe chez beaucoup de Flagellés, est surtout très visible lorsque les individus sont arrêtés momentanément par un obstacle ou ralentissent leur marche.

Le *corps central* est bien délimité, sans qu'il soit d'ailleurs possible d'y déceler la présence d'une membrane ; le réseau qui limite les alvéoles se colorait en rouge tout comme se colorait, dans les mêmes préparations, le spirème d'un noyau d'Euglénien ; il est difficile de ne pas comparer ces deux formations qui présentent une même valeur chromatique dans les deux cas.

Les mailles du réseau se montrent souvent sous l'aspect homogène ; mais, parfois aussi, elles se présentent avec une structure granuleuse, sans cesser pour cela de conserver la même élection vis-à-vis de la safranine.

Lors de la division, le corpuscule central s'étrangle en son milieu, sans présenter de modifications particulières dans sa structure.

En résumé, si l'on admet avec Butschli, que le « corps central des Cyanophycées est l'équivalent d'un noyau », opinion qui gagne du terrain tous les jours, il est impossible de refuser la même signification au *corps central* des *Chromatium* : ce sont certainement des formations cellulaires identiques.

La présence d'un véritable rhizoplaste, mettant en rapport le flagellum et le corps central, apporte un argument sérieux en faveur de la nature nucléaire de ce dernier.

CHAPITRE II.

LA SEXUALITÉ.

La découverte de la sexualité chez les Champignons supérieurs est sans doute celle qui restera attachée d'une manière plus spéciale à mes travaux ; sa recherche préoccupait depuis longtemps les mycologues et tous les amis de la science.

Tandis que la plupart des organismes supérieurs et inférieurs livraient successivement les secrets les plus intimes du gynécée aux investigations heureuses de savants tels qu'Amici, Pringsheim, Thuret et Bornet, Cohn, Van Beneden, Hertwig, Boveri, Maupas, de Bary, Nawaschin, Guignard, le groupe des Champignons supérieurs résistait comme une forteresse inexpugnable aux efforts répétés de plusieurs centaines d'observateurs.

L'histoire de cette lutte contre la nature qui se refuse à dévoiler ses mystères, est instructive à plus d'un titre.

La genèse de cette découverte se trouve dans deux Notes publiées en collaboration avec notre préparateur d'alors, Sappin-Trouffy, sur l'histologie des Urédinées ⁽¹⁾ ; nous appelions l'attention sur ce fait que, dans cette famille, des cellules de valeur bien différente ont normalement deux noyaux ; on les retrouve non seulement dans les écidiospores, les urédospores, les téléutospores, dans les cellules du pseudopéridium, dans les paraphyses, mais aussi dans beaucoup de mycéliums et de suçoirs : ces deux noyaux s'unissent en un seul dans chaque article de la téléutospore, se comportant ainsi l'un comme noyau mâle, l'autre comme noyau femelle. En résumé, disions-nous, les Urédinées présentent un phénomène regardé jusqu'ici comme caractérisant la fécondation ; il est vraisemblable qu'elles suppléent ainsi à la reproduction sexuelle nettement caractérisée.

Tel est le germe qui semé, il y a 18 ans, s'est développé malgré toutes les résistances.

Pendant que Sappin-Trouffy poursuivait, sous ma direction, l'étude des Uré-

⁽¹⁾ P.-A. DANGEARD et SAPPIN-TRUFFY, *Recherches histologiques sur les Urédinées* (*Comptes rendus*, 30 janvier 1893) ; *Une pseudo-fécondation chez les Urédinées* (*Id.*, février 1893).

dinées, je cherchais à me rendre compte de l'importance que pouvait avoir cette fusion de noyaux dont nous venions de constater l'existence sous le nom de pseudo-fécondation.

Mes observations se portèrent tout d'abord du côté des Ustilaginées à cause des affinités étroites que présente cette famille avec les Urédinées; au mois d'octobre 1893, j'étais en mesure d'affirmer l'existence d'une fusion nucléaire à l'intérieur des jeunes spores d'*Ustilago*, de *Doassansia*, d'*Entyloma* ⁽¹⁾, et bientôt je publiais un Mémoire avec quatre planches contenant le résultat de ces recherches ⁽²⁾.

On peut dire que, de tous les Champignons supérieurs, les Ustilaginées sont parmi les plus rebelles à l'action des réactifs colorants; la petitesse des noyaux rend leur étude particulièrement délicate; cependant j'avais réussi à montrer que le noyau des Ustilaginées, malgré sa petite taille, est construit sur le même type que celui de la plupart des Champignons étudiés à ce point de vue; il possède membrane nucléaire, nucléole, hyaloplasme avec chromatine. Les phénomènes de fusion nucléaire étaient décrits en considérant chaque cellule primitive comme un oogone, renfermant un noyau mâle et un noyau femelle; dans cet oogone, il se produit une oospore provenant de la fusion des deux noyaux et du protoplasma qui les accompagne: l'oospore, avec son noyau sexuel, va se comporter, à la germination, comme les zygosporos des Conjuguées, comme l'œuf des *Chlamydomonas* en donnant naissance à un certain nombre d'embryons; lors de cette germination, le noyau sexuel subit ordinairement dans le promycèle trois bipartitions successives suivant le mode indirect; les huit noyaux qui en résultent passent dans les sporidies; parfois, comme dans les *Urocystis*, ces sporidies uninucléées donnent naissance à des sporidies secondaires à deux noyaux, ce qui indique un retour à l'état végétatif proprement dit; en ce qui concerne les anastomoses entre sporidies, si fréquentes chez le *Tilletia Caries* par exemple, il ne faut voir là qu'un phénomène purement végétatif.

Dans la recherche des phénomènes sexuels chez les Urédinées et les Ustilaginées, ma principale préoccupation avait été de chercher dans tout le développement le moment où se produit une fusion de noyaux: l'ayant trouvé et afin d'appuyer mes conclusions, j'avais dû considérer la nature de l'organe dans lequel s'est opérée cette fusion et comparer ensuite cet organe avec les forma-

(1) P.-A. DANGEARD, *La reproduction sexuelle des Ustilaginées* (*Comptes rendus*, 9 octobre 1893).

(2) P.-A. DANGEARD, *Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons* (*Le Botaniste*, 3^e série).

tions sexuelles appartenant à d'autres groupes. « Prenons un œuf de *Chlamydomonas*, disions-nous, nous voyons que le noyau de l'oospore ne donne pas directement celui de la nouvelle plante; il subit un nombre de bipartitions déterminé, qui, ici, donne naissance à quatre nouveaux noyaux qui sont ceux des nouvelles zoospores; dans un *Volvox*, le noyau fournira un nombre plus grand de bipartitions pour la nouvelle colonie: dans les *Closterium* et les *Cosmarium*, le nombre des bipartitions est également déterminé et, si nous appelons du nom général d'*embryon* la nouvelle plante provenant de la germination de l'œuf, nous constatons que pour arriver à ce stade le noyau de l'œuf subit toujours un nombre déterminé de divisions ⁽¹⁾. »

Et j'ajoutais: « Ce raisonnement nous conduit à considérer dans les Ascomycètes le noyau de l'asque comme un noyau sexuel provenant de la fusion d'un noyau mâle et d'un noyau femelle; il subit, en effet, un nombre déterminé de divisions pour arriver à fournir le noyau du nouvel individu, de la spore, qui équivaut pour nous à l'embryon tel que nous l'avons défini précédemment ⁽²⁾. »

J'avais contre moi l'opinion de Schmitz et de Strasburger, qui n'avaient signalé qu'un noyau dans les asques jeunes; qu'allait-il advenir en passant du domaine des idées dans celui des faits? Tous ceux qui ont vécu la vie de laboratoire et se sont adonnés à des recherches de ce genre comprendront quelle importance j'attachais à la vérification de mon hypothèse; elle était d'un intérêt capital pour la solution du problème qui se posait; c'est avec une sorte de fièvre, il m'en souvient, que j'abordai l'étude de l'asque.

Les Champignons supérieurs comprennent les deux grands embranchements des Basidiomycètes et des Ascomycètes; dans le cas où mes prévisions se réaliseraient, les Ascomycètes rentraient dans le schéma général.

L'époque était peu favorable; en l'absence de jeunes périthèces, je pris des Lichens qui se prêtent mal à une observation de ce genre: j'éprouvai des instants de découragement: puis vint la découverte tant escomptée!

En mai 1894, je communiquais à l'Académie des sciences une Note sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes en choisissant comme exemple la formation de l'asque chez le *Peziza vesiculosa* ⁽³⁾. L'article à deux noyaux qui produit l'asque est disposé de telle façon qu'il semble provenir de deux filaments différents et c'est effectivement ce que j'avais cru d'abord; dans le

(1) P.-A. DANGEARD, *Loc. cit.*, p. 235.

(2) P.-A. DANGEARD, *Loc. cit.*, p. 239.

(3) P.-A. DANGEARD, *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes (Comptes rendus, 7 mai 1894)*.

Mémoire paru un peu plus tard, sur ce même sujet, je donnais en détail le mode de formation de l'asque tel qu'il est admis par tous aujourd'hui ⁽¹⁾.

Dans ce Mémoire, je distinguais deux modes de formation de l'asque: dans l'*Exoascus deformans*, chaque article du thalle possède deux noyaux nucléolés; ceux qui vont se cloisonner en ont quatre; au stade précédant la formation des asques, les articles ont encore deux noyaux; ils sont placés de telle sorte que leur origine différente est manifeste: dans chaque cellule, les deux noyaux se fusionnent en un seul et bientôt l'œuf qui résulte de cette union se développe en un asque; ainsi, chez les Exoascées, le mycélium, dont les cloisons sont d'abord espacées, se fragmente en cellules à deux noyaux qui donnent naissance aux asques.

Dans le second mode de formation de l'asque, cette origine différente des noyaux copulateurs avait été établie nettement; ma description a servi de modèle à toutes celles qui ont été données depuis; un filament vient dans le stroma ascifère et son extrémité incolore se recourbe en bec; à ce moment, on trouve un noyau en division dans le filament: la partie recourbée s'allonge et vient s'accoler sur l'autre; elle peut même se porter à quelque distance à droite et à gauche: un second noyau a subi une division dans le filament, de sorte qu'il y a maintenant quatre noyaux. Deux de ces noyaux occupent la partie bombée qui s'isole par une cloison à la fois du filament et de son extrémité recourbée.

Pour la première fois, l'analogie étroite qui existe entre l'asque et le promycèle se trouvait établie; ces deux organes ont la même origine et se comportent identiquement pendant la division du noyau sexuel; c'est à leur intérieur que ce dernier subit plusieurs bipartitions, en général trois. La seule différence, et elle est d'ordre physiologique, consiste en ce que les embryons dans les Ascomycètes restent à l'intérieur de l'asque, alors que chez les Urédinées et les Ustilaginées, ces embryons deviennent externes par bourgeonnement ⁽²⁾.

Pour établir d'une façon indiscutable l'exactitude de mes observations chez les Ustilaginées, j'avais donné une description complète des phénomènes copulateurs dans l'*Entyloma* du *Glaucium* ⁽³⁾.

Il ne restait plus à étudier que le groupe des Basidiomycètes proprement dits; à la vérité, on possédait déjà quelques renseignements sur le développement de la jeune baside; mais ils étaient plutôt de nature à égarer l'opinion.

⁽¹⁾ P.-A. DANGEARD, *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (*Le Botaniste*, 4^e série, p. 21).

⁽²⁾ P.-A. DANGEARD, *Loc. cit.*, p. 57.

⁽³⁾ P.-A. DANGEARD, *La reproduction sexuelle de l'Entyloma Glaucii* (*Le Botaniste*, 4^e série, p. 12).

Ainsi, Rosen avait supposé que le noyau de la baside provient de la fusion successive de six à huit petits noyaux venant des hyphes (1), et Wager admettait également que le noyau de la baside provient de la fusion d'un nombre d'éléments nucléaires supérieurs à deux (2).

On ne manquait pas naturellement d'opposer à notre théorie de la sexualité cette prétendue pluralité des noyaux copulateurs.

C'est dans ces conditions que je donne un *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (3), où j'établis que partout le noyau de la baside ou de la probaside est le résultat de la fusion de deux noyaux seulement, comme chez les Urédinées, les Ustilaginées et les Ascomycètes; ces recherches s'étendent à un grand nombre d'exemples. La généralité des phénomènes de karyogamie ne pouvait plus être contestée; je montre qu'ils sont conformes aux caractères ordinaires de la fécondation en insistant principalement sur l'origine différente des noyaux copulateurs. Je distingue trois cas dans le mode de germination de l'œuf: 1° l'œuf germe par l'intermédiaire d'un promycète ou d'un asque (Ustilaginées, Urédinées, Ascomycètes); 2° l'œuf se cloisonne (Protobasidiomycètes); 3° l'œuf fournit directement, sans se cloisonner, les sporidies (Basidiomycètes).

On peut dire, en complète justice, qu'à ce moment la découverte de la sexualité des Champignons supérieurs était faite; quiconque examinera les résultats qui viennent d'être rappelés brièvement, ne manquera pas d'être étonné des progrès réalisés en un court espace de temps, grâce à une orientation nouvelle.

Lorsqu'un pont vient d'être jeté sur une rivière ou sur un fleuve, on lui impose, à titre d'essai, une charge bien supérieure à celle qu'il devra supporter par la suite; c'est donc à sa période d'achèvement qu'on lui demande le maximum de résistance.

Il est arrivé quelque chose d'analogue pour ces recherches: à peine étaient-elles terminées qu'elles ont dû supporter, de tous les côtés à la fois, des critiques, dont les unes ne visaient que la partie théorique, alors que les autres mettaient en doute l'exactitude des faits.

Je ne puis songer à rappeler ici tous les détails de l'opposition que j'ai rencontrée; la liste serait longue de tous les travaux suscités par cette découverte

(1) ROSEN, *Beitrag z. Kennt. d. Pflanz* (Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. VI, 1892-1893).

(2) WAGER, *On nuclear division in the Hymenomycetes* (*Annals of Botany*, VII, 1893, p. 489). — *On the presence of Centrosph.*, in *Fungi* (*Id.*, VIII, 1894, p. 331).

(3) P.-A. DANGEARD, *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (*Le Botaniste*, 4^e série, p. 119).

de la sexualité et publiés en France, en Allemagne, en Angleterre, en Amérique ; à chaque objection nouvelle, je répondais par de nouvelles preuves ; ma dernière publication qui semble avoir mis fin aux controverses, est intitulée : *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes*.

On pourra consulter plus loin une analyse de ce Mémoire, due à M. le professeur Vuillemin de Nancy, dont le nom fait autorité en mycologie.

L'Académie des sciences me décerna en 1906, pour ces recherches, le grand prix des Sciences physiques.

Les nombreuses observations des savants allemands sur l'*autogamie* chez les Protozoaires, publiées dans ces dernières années, n'ont pas peu contribué à faire accepter la signification des fusions désignées maintenant un peu partout sous le nom de fusions dangeardiennes.

Une pseudo-fécondation chez les Urédinées.

Comptes rendus, 6 février 1893.

« Les premières observations ont été faites sur le *Puccinia Buxi*, dont les échantillons ont été récoltés au Jardin botanique de Caen. Les téléutospores ont deux cellules qui renferment chacune deux noyaux ; ces noyaux sont accolés ou séparés par un intervalle plus ou moins grand ; un peu plus tard, lorsque la membrane de la téléutospore se cutinise, les deux noyaux se fusionnent dans chaque cellule en un gros noyau central qui correspond au *globule oléagineux* des auteurs. Avant la fusion, les noyaux ont la structure ordinaire ; après la fusion, le corpuscule nucléaire, devenu très gros (5 μ environ), se présente sous plusieurs aspects : vésiculeux avec des plages irrégulières de chromatine, ou bien dense, très réfringent, homogène, parfois granuleux.

« Ces deux noyaux, que nous trouvons dans chaque cellule des téléutospores et qui se comportent l'un comme noyau mâle, l'autre comme noyau femelle, peuvent également effectuer leur pseudo-fécondation dans les écidiospores ; ces dernières lorsqu'elles sont jeunes, possèdent deux noyaux ; lorsqu'elles sont plus âgées, elles ne renferment plus qu'un corpuscule nucléaire central, provenant de la fusion.

« En résumé, les Urédinées présentent un phénomène regardé jusqu'ici comme caractérisant la fécondation. Il est vraisemblable qu'elles suppléent ainsi à la reproduction sexuelle nettement caractérisée. »

Cette Note publiée en collaboration avec Sappin-Trouffy est intéressante, parce qu'elle est la première en date dans la découverte des phénomènes sexuels chez les Champignons supérieurs. Il a été reconnu depuis que la fusion des noyaux des écidiospores n'était qu'apparente.

La reproduction sexuelle des Champignons.

Le Botaniste, 3^e série, p. 221-281.

Le résultat le plus saillant de ce travail est, sans contredit, celui qui a trait à la reproduction sexuelle des Ustilaginées.

Reproduction sexuelle. — Le mycélium des Ustilaginées développe en des points déterminés de courts rameaux qui se renflent en vésicules : ces vésicules possèdent deux noyaux et elles ont la valeur d'oogones (*Entyloma*, *Doassansia*) ; leur protoplasma est clair au début ; un peu plus tard, ces oogones augmentent de volume, les deux noyaux se fusionnent en un seul noyau sexuel ; le protoplasma se recouvre d'une membrane propre qui se divise en exospore et endospore. Il se constitue ainsi, à l'intérieur de l'oogone, une spore qui est une oospore et se comportera comme telle à la germination ; à la maturité, l'oospore ne renferme qu'un seul noyau nucléolé central, quelques trabécules de protoplasma granuleux et beaucoup d'huile ; quelquefois la ramification des rameaux est très abondante et forme alors une masse sporifère compacte (*Ustilago*) ; le contenu des oogones est plus dense, les membranes s'y gélifient ; les deux noyaux, mâle et femelle, sont plus difficiles à apercevoir et à différencier ; mais la gélification de la membrane de l'oogone est favorable à la vérification de la production endogène des oospores (*Ustilago Tragopogoni*) ; les rameaux qui produisent les oogones peuvent s'unir étroitement en petit glomérule (*Urocystis*), et alors il n'a pas été possible de mettre bien en évidence dans ce genre les deux noyaux de l'oogone ; mais les oospores ne renferment, comme partout ailleurs, qu'un seul noyau.

Il résulte de ces faits nouveaux la nécessité d'abandonner complètement la théorie de de Bary sur le rôle sexuel des anastomoses qui se produisent entre les sporidies ; c'est avec raison que Brefeld et Van Tieghem n'y voient qu'un simple phénomène végétatif.

La reproduction sexuelle de l'*Entyloma Glaucci*.

Le Botaniste, 4^e série, p. 12-17.

Dans l'étude histologique consacrée à la famille des Ustilaginées, j'ai établi le mode de reproduction sexuelle sur de nombreux exemples ; je reprends cette question importante et m'attache à bien indiquer tous les détails du phénomène en choisissant une seule espèce.

Quand une idée nouvelle se fait jour dans la science, il n'est pas toujours facile de la faire adopter : il est souvent nécessaire d'y revenir fréquemment, de la présenter sous toutes ses faces, de l'étendre, de la développer : l'idée y gagne en précision, en clarté et parfois en exactitude ; les preuves s'accumulent : elle finit par devenir indiscutée. C'est ce résultat que je cherche à atteindre.

Il est bien certain que le genre *Entyloma* fournit un des exemples les plus favorables à l'étude de la reproduction sexuelle des Ustilaginées ; les oospores y sont isolées

ou groupées en petit nombre, au lieu d'être réunies en masses compactes comme chez les *Ustilago* : il est donc beaucoup plus facile d'y suivre les débuts de leur formation et leurs relations avec les filaments mycéliens.

Cette formation et ces relations sont l'objet d'un examen minutieux et détaillé.

La reproduction sexuelle des Ascomycètes.

Le Botaniste, 4^e série, p. 21-58.

Ce Mémoire renferme les détails de la découverte de la sexualité chez les Ascomycètes : tous les travaux qui ont été publiés, depuis cette époque, par de nombreux histologistes, sur les Ascomycètes, ont confirmé le mode de formation de l'asque tel que je l'ai décrit à cette époque.

On distingue deux types différents : l'un se rencontre dans les Exoascées, le second existe chez les *Peziza*, *Helvella*, *Morchella*, *Acetabula*, etc.

La Truffe : recherches sur son développement, sa structure, sa reproduction sexuelle.

Le Botaniste, 4^e série, p. 63-87.

Cette étude, qui a pour objet le *Tuber melanospermum*, donne une vue d'ensemble de nos connaissances sur la Truffe ; elle renferme un certain nombre de résultats nouveaux.

La reproduction sexuelle s'opère dans la Truffe comme chez les autres Ascomycètes par le concours d'oospores à deux noyaux ; ces oospores, après fécondation, se développent en asques ; la Pézize fournit un excellent exemple de cette reproduction sexuelle chez les Discomycètes ; la Truffe en constitue un également bon chez les Périsporiacées.

L'origine des spores et leur mode de formation est indiqué, ce qui permet de comprendre maintenant les raisons de leur inégalité numérique dans chaque conceptacle.

Les spores, à maturité, renferment de nombreux éléments nucléaires qui proviennent de bipartitions successives d'un seul noyau primitif : c'est la première fois que l'on constate dans le groupe entier des champignons, une pareille activité pendant la formation et l'accroissement de la spore.

Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes.

Le Botaniste, 4^e série, p. 119-181.

Dans la recherche des phénomènes reproducteurs chez les Champignons basidiomycètes, on a suivi deux directions différentes. Beaucoup de mycologues pensaient que les spores sont le résultat d'une fécondation, ils étaient dans le vrai ; mais au moment où ils effectuaient leurs observations, il leur était impossible d'en fournir la preuve :

de là, des idées erronnées sur la nature des cystides, sur la formation d'anthérozoïdes au voisinage des basides.

Les autres, trompés par la théorie de de Bary sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes, pensaient que le carpophore tout entier est le résultat d'une fécondation; ils recherchaient donc la reproduction sexuelle sur les premiers états mycéliens du Champignon. Cette idée était assez naturelle et elle s'appuyait d'autre part sur des analogies avec l'appareil reproducteur des Muscinées et des Cryptogames vasculaires.

Ce Mémoire, dans lequel un grand nombre de genres et d'espèces appartenant aux Basidiomycètes sont étudiés, établit l'existence générale d'une fusion de deux noyaux à l'intérieur de la baside.

Ces faits, comparés à ceux qui ont été mis en évidence chez les Urédinées et les Ustilaginées, autorisent une importante conclusion: à l'affirmation de Brefeld qui proclame que l'absence de sexualité chez les Champignons supérieurs (Ustilaginées, Urédinées, Ascomycètes, Basidiomycètes) est un fait acquis, indiscutable, on doit maintenant répondre par une affirmation contraire:

Les Champignons supérieurs ont une sexualité qui ne diffère en rien dans ses traits essentiels de celle des autres plantes et des animaux.

Réponse à une Note de MM. G. Poirault et Raciborski.

Le Botaniste, 4^e série, 1^{er} août 1895.

Dans une Note à l'Académie des sciences (1), MM. G. Poirault et Raciborski étaient arrivés aux conclusions suivantes :

« En résumé, 1^o la karyokinèse des Urédinées est typiquement celle des plantes supérieures; 2^o le nombre des chromosomes paraît être constamment de deux, fait qui n'a été rencontré que très exceptionnellement chez les cellules animales (*Ascaris megalocephala* *α univalens*) et jamais jusqu'ici chez les végétaux; 3^o on n'observe aucune *division réductrice* lors de la formation des écidiospores, des spermaties et des téléutospores; par conséquent, 4^o en admettant même la fusion des noyaux de la téléutospore, on ne peut, sans être en contradiction avec les idées actuelles sur la fécondation, interpréter cette fusion comme un phénomène sexuel; 5^o les modifications de noyau qui accompagnent la maturation des spores de conservation (téléutospores) des Urédinées, et qui sont facilement observables sur le *Trachyspora Alchemillæ*, correspondent absolument à celles qu'on a signalées dans les graines de Phanérogames, à cette différence près que, dans les Urédinées, il y a deux noyaux. »

Ces conclusions ne peuvent être acceptées; elles reposent sur une erreur d'interprétation: ces auteurs ont pris la *division ordinaire, normale de deux noyaux voisins pour la division d'un noyau unique.*

L'origine des noyaux sexuels étant maintenant connue, il y a lieu de croire que la reproduction sexuelle chez les Urédinées ne peut plus donner lieu à aucune objection sérieuse.

(1) G. POIRAULT ET RACIBORSKI. *Karyokinèse chez les Urédinées* (Comptes rendus, 15 juillet 1895).

Considérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycètes.

Le Botaniste, 4^e série, p. 249.

Cette Note détermine la part de chacun des observateurs dans l'étude de cette question.

Elle signale l'intérêt de nouvelles recherches à effectuer sur la fécondation des Mucorinées.

Deux hypothèses également vraisemblables peuvent être faites au sujet de la fécondation chez les Mucorinées.

1^o Dans la zygospore, tous les noyaux se détruisent sauf deux qui s'unissent en un seul noyau sexuel, duquel proviennent à germination tous les noyaux du filament germinatif.

2^o La zygospore peut être comparée à un oogone comme celui des *Saprolegnia* et des *Achlya* : elle renferme un certain nombre d'unités à féconder, autrement dit un certain nombre d'oosphères non individualisées : à chacune de ces oosphères correspondrait une fusion de deux noyaux sexuels : est-ce là l'explication des noyaux plus gros et des noyaux plus petits qui existent dans la zygospore ? Cette dernière structure rendrait bien compte de la germination en nombreux tubes sporangifères fertiles comme dans le *Mortierella Rostafinskii*. Dans l'un et l'autre cas, on rentre dans la loi générale.

Les recherches récentes de l'auteur ont confirmé la seconde hypothèse.

La reproduction sexuelle dans le *Sphaerotheca Castagnei*.

Le Botaniste, 5^e série, juillet 1896.

Chez les Ascomycètes, chaque asque se produit à la suite d'une fécondation préalable qui a lieu entre deux noyaux sexuels.

Outre la fusion des deux noyaux de l'asque, Harper en signale une autre qui la précéderait et qui s'effectuerait entre un noyau venant de l'anthéridie et le noyau de l'oogone ; on reviendrait ainsi aux anciennes idées de de Bary, et l'on serait conduit, en généralisant, à admettre qu'une fusion semblable précède la formation du périthèce chez tous les Ascomycètes.

La question devait être reprise : l'examen d'un grand nombre de préparations montre l'erreur d'Harper : il n'existe aucun indice d'une fusion de noyaux dans les organes considérés comme oogone et anthéridie.

Winge vient récemment (*Bull. Soc. Mycol. de France*, 1911) de confirmer l'exactitude de cette observation d'intérêt capital.

Les faits qui ont donné lieu à la Note préliminaire ci-dessus ont été décrits en détail, avec de nombreux dessins à l'appui dans un Mémoire, paru le 1^{er} juillet 1897 et ayant pour titre : *Second Mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (*Le Botaniste*, 5^e série, 10 juillet 1897).

La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs.

Communication faite au Congrès international de Botanique de 1900.

Chacun peut se rendre un compte exact de l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet.

Si, au début, mes recherches ont été accueillies avec un certain scepticisme, comme il arrive souvent, lorsqu'il s'agit de découvertes de ce genre, on a bientôt reconnu que les faits annoncés étaient exacts; dès lors, la discussion ne pouvait porter que sur l'interprétation.

Aujourd'hui, on se trouve en présence de deux opinions principales :

La première, celle que je défends, est celle-ci : *Les fusions nucléaires qui existent chez les Champignons supérieurs, représentent un acte sexuel bien caractérisé.*

La seconde opinion, celle de Wager, est formulée par son auteur de la manière suivante : *Les fusions nucléaires dont il s'agit ne sont pas morphologiquement sexuelles : elles constituent un acte physiologique équivalent.*

Or, il est indiscutable que la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs se présente dans des conditions analogues à celles de l'*Actinosphaerium*, en ce qui concerne l'origine des gamètes et la parenté des noyaux sexuels.

Les observations d'Hertwig sur l'*Actinosphaerium*, quoique s'appliquant à un cas particulier, n'ont soulevé aucune résistance de la part des zoologistes.

Il ne devrait pas en être autrement pour la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs qui se montre comme un phénomène d'ordre général.

La sexualité dans le genre *Monascus*.

Comptes rendus, t. CXXXVI.

L'étude de trois genres de champignons, *Sphærotheca*, *Pyronema* et *Monascus*, a paru mettre un instant en échec ma conception de la sexualité chez les Ascomycètes.

Dans un premier Mémoire, j'ai montré qu'il n'existe aucune communication entre l'organe considéré comme anthéridie et l'ascogone du *Sphærotheca*; par suite, il ne se produit aucune fusion nucléaire à ce stade, et la karyogamie qui a lieu à la formation de l'asque n'est précédée d'aucune autre dans le développement.

Dans cette Note, j'arrive à une conclusion identique pour le genre *Monascus*. La même preuve a été fournie, en ce qui concerne le *Pyronema confluens* : il ne reste rien des arguments invoqués à l'encontre d'une sexualité à l'origine de l'asque.

Sur le *Pyronema confluens*.

Le Botaniste, 9^e série, p. 30-33.

Il est à peine besoin de rappeler que la découverte de grosses vésicules, de rosettes sur le mycelium du *Pyronema confluens*, est due aux frères Tulasne; ces organes ont

donné lieu à de nombreuses controverses qu'il serait trop long de rappeler. Dans un Mémoire récent, Harper a cru trouver, dans la manière dont ils se comportent et leur structure, des arguments contre ma théorie de la sexualité chez les champignons supérieurs. Selon Harper, l'anthéridie et l'ascogone possèdent de nombreux noyaux; les deux organes se mettent en communication par un long tube qui prolonge l'ascogone; ce trichogyne possède une cloison basilaire qui se forme avant la fusion anthéridienne. •

Harper a pensé que cette cloison disparaît un moment pour laisser passage aux noyaux de l'anthéridie et se reforme ensuite; ces noyaux, au nombre de deux cents environ, copuleraient par paires avec ceux de l'ascogone; seuls les noyaux du trichogyne se détruiraient.

La cloison qui se trouve à la base du trichogyne est persistante comme chez les *Monascus*; elle présente simplement en son centre une ponctuation analogue à celles qui existent chez beaucoup de champignons.

Il ne se produit aucun échange de noyaux entre l'anthéridie et l'ascogone; on peut assister à la dégénérescence sur place des éléments nucléaires de l'anthéridie et du trichogyne: il résulte de là qu'aucune fusion nucléaire n'a lieu à ce stade du développement.

Les noyaux de l'ascogone seuls restent actifs; ils sont orientés à la surface de l'organe; quelques-uns s'enfoncent vers le centre et là se divisent; le nombre de ces divisions augmente rapidement; les noyaux provenant de ces divisions sont naturellement plus petits à leur reconstitution que ceux de la zone superficielle; bientôt l'ascogone produit par bourgeonnement les filaments ascifères dans lesquels passent les noyaux.

Ces résultats confirment d'une manière absolue ceux que j'ai obtenus dans l'étude des *Monascus*; au lieu des fusions nucléaires annoncées, j'ai trouvé une dégénérescence des noyaux de l'anthéridie et du trichogyne.

Sur le genre *Ascodesmis*.

Comptes rendus, t. CXXXVII.

On sait qu'un certain nombre d'Ascomycètes possèdent à l'origine du périthèce des filaments copulateurs qui ont été assimilés à des anthéridies et à des oogones, c'est-à-dire à des gamétanges. Un intérêt spécial s'attachait au genre *Ascodesmis*, découvert par M. Van Tieghem, parce que, jusqu'ici, on admettait que la formation du périthèce y résulte des dichotomies successives d'un filament mycélien unique.

J'avais été frappé cependant par la ressemblance que présente ce filament avec celui qui produit les rosettes chez le *Pyronema*: cette analogie m'a conduit à la découverte de rameaux accouplés par paires, semblables à ceux des *Gymnoascus*: leur nombre est variable pour chaque périthèce; on en trouve de six à dix environ dans l'*Ascodesmis nigricans*.

Chaque couple est constitué par deux rameaux enroulés l'un sur l'autre en spirale; au début, ils ne présentent aucune différence bien sensible; un peu plus tard, l'asco-

gone se distingue facilement à son contenu plus riche en cytoplasme et à son diamètre légèrement supérieur à celui de l'anthéridie.

On ne voit ordinairement que trois ou quatre noyaux dans l'anthéridie ; l'ascogone en renferme sept ou huit ; il n'en reste finalement que quatre ou cinq après séparation du trichogyne ; mais ces derniers ont augmenté de volume et ils possèdent un gros nucléole ; ce sont les seuls qui, lors du bourgeonnement de l'ascogone, fournissent, après une ou plusieurs bipartitions, les noyaux copulateurs des asques..

Les paraphyses proviennent de ramifications basilaires du filament initial ; elles contiennent plusieurs noyaux.

Comment concilier l'existence de ces organes copulateurs chez les Ascomycètes avec l'absence de fusions nucléaires dans l'oogone, alors qu'il s'en produit plus tard à la naissance des asques ?

L'explication rationnelle est celle-ci.

« Lorsque les Siphomycètes ont passé de la vie aquatique à la vie aérienne, leurs sporanges sont devenus des conidiophores de formes variées, isolés ou inclus dans des conceptacles ; or les gamétanges ne sont que des sporanges à spores affaiblies ; il est naturel qu'ils aient subi une différenciation analogue à celle des sporanges ; ils se sont transformés en gamétophores à gamètes extérieurs. Le gamétophore fertile, ou ascogone, équivalent d'un conidiophore à spores affaiblies, donne naissance à des gamètes qui s'unissent par deux, grâce à l'absence de cloison. L'origine différente des noyaux copulateurs montre bien qu'il s'agit de la formation d'un œuf : le mode de germination est encore celui d'un œuf, puisque le produit en est un asque ou sporange, comme chez les Péronosporées ; enfin, la réduction chromatique qui, selon mes observations, intervient à ce moment, ne laisse aucun doute sur la nature sexuelle du phénomène.

Avec cette interprétation, qui paraît définitive, la sexualité des champignons supérieurs rentre dans le schéma général de la fécondation. »

Cette Note a une importance spéciale : elle indique pour la première fois la possibilité, réalisée depuis, de rattacher directement au moyen de nombreuses transitions, la sexualité des champignons supérieurs à la reproduction sexuelle de leurs ancêtres les champignons inférieurs.

**A propos d'une lettre du professeur Harper
relative aux fusions nucléaires du *Pyronema Confluens*.**

Le Botaniste, 9^e série, p. 46-51.

La discussion au sujet de la sexualité des Champignons supérieurs se prolongeant outre mesure, j'avais pris la détermination d'écrire au professeur Harper pour le prier de revoir ses préparations. Je lui faisais part de mes nouvelles et récentes recherches sur les Erysiphées, qui confirment d'une manière absolue les anciennes observations sur le *Sphærotheca* ; je lui communiquais les résultats concordants obtenus avec les *Pyronema* et les *Monascus* ; j'insistais tout particulièrement sur l'importance de son témoignage, puisque toute une école s'est engagée à sa suite.

La réponse ne m'ayant pas donné satisfaction, j'ai exposé les raisons qui ne permettent pas de suivre Harper sur le terrain où il s'est placé.

Parmi les points controversés, il en était un dont la solution fournit immédiatement la clef du difficile problème posé dans ces pages.

La cloison basilaire du trichogyne des Pyronema se détruit-elle un instant en vue du passage des noyaux mâles pour se reformer ensuite, ainsi que le veut Harper ? Ou bien, cette cloison est-elle persistante comme je l'affirme, après Kihlmann ?

La cloison qui se trouve à la base du trichogyne est une paroi épaisse, exactement semblable à celles qui séparent les divers articles d'un thalle : elle est perforée comme chez beaucoup d'Ascomycètes ; ce pore central se retrouve avec les mêmes caractères dans la cloison des articles qui supportent les rosettes ; au bout de quelque temps, ce pore est recouvert par un bouchon d'une substance gélatineuse qui se colore par les divers réactifs nucléaires employés.

Si cette cloison se détruisait, elle ne pourrait être remplacée que par une *membrane d'origine et de structure très différentes*. En effet, du côté du trichogyne, le cytoplasme, au moment de la prétendue migration des noyaux, n'existe plus qu'à l'état de *substance inerte* ; c'est donc au contact direct du protoplasma de l'organe que devrait se former la nouvelle cloison.

Or, la première cloison est située au fond d'une sorte d'entonnoir constitué par la jonction du trichogyne à l'oogone ; la seconde devrait apparaître à l'ouverture même de l'entonnoir, c'est-à-dire en continuation directe avec la membrane de l'oogone.

La destruction de la première cloison impliquerait un changement de position pour la seconde et aussi une modification de structure, la perforation n'ayant plus de raison d'être.

Harper place ces deux cloisons au même niveau : la première, comme la seconde, continuerait directement la membrane de l'oogone (fig. 6, 10, 17, 18, 29 ; *Pl. XIV-Pl. XX*).

L'erreur est manifeste : on n'a qu'à se reporter à la figure 97 donnée par de Bary dans son *Traité des champignons*, on verra que la cloison occupe, *le fond d'une sorte d'entonnoir* (A), et cette disposition persiste jusqu'à la production des filaments ascogènes (C).

La preuve de la persistance de la cloison résulte : 1° *du fait qu'elle occupe toujours la même situation relative par rapport à l'oogone et au trichogyne* ; 2° *de ce qu'elle conserve la même structure*.

Le premier point est acquis malgré les protestations d'Harper, puisqu'à mon témoignage s'ajoute celui de de Bary lui-même ; on notera simplement que l'ouverture de l'entonnoir formé par la cloison s'élargit avec l'augmentation de volume de l'oogone.

En ce qui concerne le second point, il est certain qu'une cloison de nouvelle formation serait dépourvue de pore central. Or, j'ai rencontré maintes fois la *calotte gélatineuse chromatique* qui recouvre le pore de la cloison à un moment où le contenu du trichogyne et de l'anthéridie était complètement désorganisé. Si Kihlmann n'a pas aperçu ce bouton chromatique aux derniers stades du développement de l'oogone, c'est qu'à ce moment le cytoplasme du trichogyne est ordinairement transformé lui-même, au contact de la cloison, en une substance gélatineuse chromatique.

En résumé, *il est parfaitement établi que Kihlmann avait raison lorsqu'il reconnais-*

sait qu'aucune communication directe ne se produit entre le contenu de l'anthéridie et celui de l'oogone; par suite, le mélange des noyaux dans l'oogone et leur fusion par paires est impossible; tout l'échafaudage élevé par Harper s'écroule, au risque d'atteindre non seulement l'auteur, mais ceux qui avaient mis leur confiance dans la solidité de l'œuvre.

La sexualité chez les Champignons.

Revue scientifique, 1905.

ANALYSE DE M. LE PROFESSEUR VUILLEMIN.

Dangeard commence par rappeler les opinions des anciens sur la fécondation chez les Champignons supérieurs. Les travaux sur la Caryogamie, dont il a été l'initiateur avec Sappin-Trouffy, ont porté la question sur un nouveau terrain. Ils ont établi que, dans toutes les familles de Champignons supérieurs (*Urédinées*, *Ustilaginées*, *Protobasidiomycètes* et *Basidiomycètes*, *Ascomycètes* divers), la formation de l'asque et de la baside est toujours précédée d'une fusion de deux noyaux. Cette fusion nucléaire est physiologiquement et morphologiquement équivalente à l'acte sexuel et donne naissance à des embryons multiples à l'intérieur de l'œuf ou sur les bourgeons qui en procèdent.

Les gamètes des Champignons supérieurs se distinguent des gamètes ordinaires, en ce que les noyaux qui se conjuguent sont contenus dans une même enveloppe cellulaire. Il n'en constituent pas moins deux énergides distinctes et même de parenté éloignée, plus éloignée même que celle des cellules qui se conjuguent chez les *Basidiobolus* et chez certaines Algues isogames.

La sexualité, pour Dangeard, consiste donc dans la caryogamie de deux énergides de parenté assez éloignée, indépendamment de toute différenciation sexuelle. L'acte sexuel est suivi d'une réduction chromatique, rendue obligatoire par la nécessité, pour les animaux et les végétaux, de ne pas doubler indéfiniment le nombre des chromosomes de leur noyau à chaque génération sexuelle.

Par analogie avec ce qui se passe chez les *Phycomycètes*, on pouvait s'attendre à rencontrer les organes sexuels des Champignons supérieurs dans les gamétanges. Dangeard admet, avec de Bary, que les ascogones, carpogones, pollinodes sont effectivement, homologues des gamétanges des *Péronosporées*; mais ils ne sont plus fonctionnels. Dangeard impute à des erreurs d'observation les phénomènes de caryogamie signalés par Harper à cette période.

Pour expliquer la régression des organes sexuels primitifs et le transfert de la sexualité aux cellules dérivées de la ramification de l'un des gamétanges préalablement anastomosé avec l'autre ou demeuré indépendant, ou même dépourvu de toute différenciation, l'auteur invoque une adaptation progressive à la vie aérienne succédant à la vie aquatique. Il établit à cet égard un parallèle entre l'évolution du gamétophyte et celle du sporophyte.

Chez les Champignons supérieurs, les sporanges sont remplacés sur le sporophyte par des conidiophores. On a déjà cité des exemples de ces transformations au sein d'un groupe naturel où les formes à spores externes se relient par une gradation insensible aux formes endosporées. Dangeard admet la même gradation entre les *Mortierella* et

les *Oedocephalum*, entre les *Sterigmatocystis* et les *Penicillium* qui seraient des *Sterigmatocystis* dont l'ampoule a disparue.

Malgré ces transformations, il ne viendrait à l'idée de personne de contester que cette reproduction par conidiophores corresponde à la reproduction asexuelle par sporanges, que ceux-ci aient laissé des traces ou qu'ils aient totalement avorté.

Nous ne pouvons pas davantage refuser le nom de gamétophyte au thalle qui porte les gamétophores, soit que les gamétanges aient laissé des traces, comme chez plusieurs Ascomycètes, soit qu'ils aient totalement disparu, comme la chose semble s'être produite pour tous les Basidiomycètes.

C'est ainsi que, d'après Dangeard, la découverte de la sexualité chez les Champignons supérieurs se double d'une autre découverte qui la complète et l'explique, celle de la phylogénie même de cette reproduction sexuelle.

Paul VUILLEMIN.

Bot. Centr., n° 102, t. II, 1906, p. 378.

Les ancêtres des Champignons supérieurs.

Le Botaniste, 9^e série, 3^e-6^e fascicule, p. 158-303, pl. I-XVIII.

ANALYSE DE M. LE PROFESSEUR VUILLEMIN.

Ce Mémoire forme la seconde partie des recherches sur le développement du périthèce chez les *Ascomycètes* dont nous avons résumé la première partie (*Bot. Centr.*, t. XCIX, p. 63). Il comprend une introduction et six Chapitres. Les Chapitres I-V sont consacrés à la description détaillée de quelques espèces, soit nouvelles, soit insuffisamment connues. L'observation rigoureuse des plus fins détails de structure donne à cette partie analytique une grande précision. Mais Dangeard ne se propose pas seulement de mettre en lumière des faits inédits; ses visées sont plus hautes et l'on sent à chaque pas sa préoccupation d'édifier une théorie nouvelle de la phylogénie des Champignons. Aussi devons-nous d'abord exposer les conceptions générales développées dans l'introduction et dans le Chapitre VI intitulé : *L'évolution de la sexualité chez les Champignons inférieurs*.

Dangeard veut que les Champignons constituent un groupe naturel, monophylétique, dont la dignité ne cède en rien à celle des familles les plus homogènes. Il est convaincu qu'ils forment une série continue, depuis les premières *Chytridiacées* qui ne se distinguent des Protozoaires que par l'incapacité d'englober des corps figurés jusqu'aux plus compliqués des *Ascomycètes* et des *Basidiomycètes*. Il s'élève contre les théories qui les considèrent comme des algues modifiées. Les Champignons ne sont subordonnés à aucun groupe végétal; l'absence de chlorophylle indique l'antiquité de leur lignée, dont les origines sont antérieures à la première apparition du pigment assimilateur.

L'état incolore est un stade primitif chez les organismes inférieurs; le saprophytisme et le parasitisme, loin d'amener chez eux une dégradation de structure, formaient les conditions naturelles et indispensables de leur développement. Les Champignons ont évolué parallèlement aux *Chlorophytes* sans que jamais la ligne de démarcation s'efface. La disparition de la chlorophylle est un accident fréquent chez les plantes supérieures; mais Dangeard n'admet pas de phénomènes régressifs chez les êtres inférieurs qui ne

se modifient que pour compliquer leur forme et l'élever dans la série. En raisonnant ainsi, on trouvera tout naturel que la chlorophylle ait apparu maintes fois et d'une façon indépendante au début de l'évolution ; mais elle ne disparaît jamais. Dangeard ne verrait pas d'inconvénient à considérer les Algues comme un groupe polyphylétique dont certains rameaux proviendraient peut-être des Champignons.

Mais les ressemblances entre Algues et Champignons ont été exagérées. « On peut dire que l'étude des sporanges des Siphomycètes montre chez tous ces organes une ressemblance presque complète que la doctrine polyphylétique essaierait en vain d'expliquer ; cette doctrine exigerait au contraire une diversité dans la forme des sporanges qui rappellerait les différences que nous trouvons chez les *Chlorophycées* ; c'est là, selon nous, une objection capitale. »

Le sporange est, pour Dangeard, la pierre de touche des affinités, parce qu'il représente à ses yeux l'organe ancestral antérieur à l'apparition des organes sexuels comme à celle de la chlorophylle.

Les Algues comme les Champignons ont reçu en héritage des *Flagellés* un sporange et des spores. La sexualité s'est introduite, indépendamment chez les uns et chez les autres pour suppléer à l'insuffisance de la nutrition. Les zoospores affaiblies, incapables de vivre isolément recourent au procédé, qui tient lieu de nutrition chez les organismes primordiaux. Suivant ce procédé, désigné antérieurement (1898) sous le nom d'*autophagie primitive* « deux individus se mangent réciproquement pour le bien commun ». Dangeard place ce postulat à la base de toute sa cosmogonie. Il ne nous dit pas comment se sont constitués ces êtres primitifs qui, dénuées des perfectionnements qui ont rendu possible l'assimilation du milieu inorganique ou même des débris d'autres êtres en étaient réduits à s'entre-dévorer. Les esprits assez hardis pour concevoir cette hypothèse, n'auront aucune peine à admettre l'évolution primitive du règne animal et son passage direct aux végétaux incolores sans le secours des chlorophytes. Les zoospores affaiblies se transforment en gamètes en devenant autophages. L'autophagie sexuelle est un simple réveil d'une vieille habitude dès que le besoin s'en fait sentir.

Cette origine n'empêche pas les éléments faméliques que sont les gamètes d'user, avant de se fondre l'un dans l'autre, des procédés de nutrition acquis par les divers groupes où on les observe. Cette alimentation préalable devient même indispensable pour assurer à l'œuf son rôle nouveau de cellule de réserve. La fonction sexuelle s'est adaptée aux différences de nutrition que présente le thalle chez les Algues et les Champignons. Grâce à la *nutrition holophytique* (prototrophie des auteurs), les gamètes d'algues peuvent vivre assez longtemps en attendant la copulation ; l'œuf de son côté, pourrassuffire et même augmenter ses réserves, toujours grâce à la présence de la chlorophylle. Les gamètes des champignons n'avaient pas cette ressource. Aussi les espèces qui, comme le *Polyphagus* et le *Monoblepharis*, mettent leurs gamètes en liberté, se trouvent-elles dans une condition défavorable et constituent-elles des groupes mort-nés.

Un procédé différent s'est généralisé chez les Champignons : les gamétanges se sont formés au contact et se sont mis en relation directe. Les gamètes restent nourris par la plante mère ; quelques-uns sont sacrifiés au profit de gamètes privilégiés ; le nombre de ceux-ci diminue progressivement chez les *Péronosporées*. Mais la fécondation consiste toujours dans la fusion de deux gamètes, de deux énérgides provenant de chaque gamétange.

On distinguera l'isogamétangie (*Mucorinées*) de l'hétérogamétangie. Chez les *Mucorinées*, la zygospore est un œuf composé, car plusieurs énérgides copulées proviennent de chaque gamétange ; il en est de même de l'oospore de l'*Albugo Bliti* et de l'*A. Portulacæ*. L'oospore des autres *Péronosporées*, des *Myzocytiium*, est un œuf simple ; enfin l'oogone de l'*Ancylistes Closteri* contient des gamètes indifférents qui ne s'unissent pas. L'isogamétangie et l'hétérogamétangie ont pu se réaliser indépendamment sans que l'une dérive nécessairement de l'autre.

En résumé, le fait essentiel de l'évolution des Champignons inférieurs, c'est que l'union des gamétanges devient générale chez les *Siphomycètes* adaptés au milieu aérien. Tel est le point de départ que l'auteur se propose de suivre dans la troisième partie de son Mémoire qui traitera de la sexualité chez les Ascomycètes.

Dans les 5 Chapitres descriptifs, Dangeard cherche des exemples à l'appui de ses idées générales, avec cette conviction qu'on doit trouver dans la nature actuelle le prototype de chaque groupe.

CHAPITRE I. — Le *Rhabdium Hedenii* (Wille) Dang. — L'auteur identifie le *Rhabdium acutum* Dang. 1903 avec l'*Harpochytrium Hedenii* Wille 1900 (*Fulminaria Hedenii* Wille 1903) mais il ne le distingue pas du *Rhabdium intermedium* Atkinson 1903. Il le sépare du genre *Harpochytrium* fondé par Lagerheim en 1890 sur l'étude de l'*Harpochytrium Hyalothecæ* ; le genre *Fulminaria*, proposé par Gobi pour l'*Harpochytrium Hyalothecæ* qu'il avait vu en 1887 sans en publier le nom doit disparaître.

Le genre *Rhabdium* se distingue par la présence d'un disque adhésif logé dans l'épaisseur de la membrane de l'*Oedogonium* qui supporte le *Rhabdium*, d'après Atkinson, mais pénétrant jusqu'au contact du protoplasma comme un véritable suçoir, d'après Dangeard. Le noyau est bien conformé, comme ceux qui se divisent par téléomitose. L'individu nourricier, en forme de baguette se transforme en zoosporange, laissant toutefois à la base, vers le suçoir, un résidu susceptible de régénérer le premier sporange après l'expulsion des zoospores. La sexualité fait vraisemblablement défaut. Le genre *Rhabdium* et le genre *Hyalotheca* sont des Chytridiacées voisines du point de contact avec les Flagellés. On peut y voir la souche des *Hemiasci*, qui n'en diffèrent essentiellement que par la transformation des zoospores monotriches en spores aériennes immobiles.

CHAPITRE II. — Le *Myzocytiium vermicolum* Zopf. — Ce champignon nous est donné comme le prototype des *Péronosporées* et non des Saprologéniées. L'individu est formé d'un ou plusieurs zooporanges très polymorphes ; un arrêt de développement dès les premières divisions du noyau transforme le jeune zoosporange en gamétange. On observe en général 8 noyaux dans l'oogone, 2 dans l'anthéridie. Ces noyaux dégèrent, à l'exception d'un seul, au moins dans l'oogone et, après la fécondation, il ne reste pas de traces appréciables de périplasme autour de l'œuf unique.

CHAPITRE III. — L'*Ancylistes Closteri*. — Le thalle intracellulaire de l'*Ancylistes* se divise, comme celui du *Myzocytiium*, en cellules asexuées, et en cellules mâles et femelles.

Les compartiments neutres et les femelles contiennent généralement quatre noyaux,

les mâles deux noyaux au moment où une cloison les sépare ; une mitose double ce nombre.

Les noyaux neutres ne s'isolent pas zoospores, mais l'organe homologue du zoosporange germe par un tube dans lequel passent les noyaux. La différence entre l'*Ancylistes* et le *Myzocyttium* est de même ordre que celle qui sépare la pseudo-conidie des *Péronosporées* émettant des zoospores de celle qui germe en filament.

L'anthéridie envoie sur l'oogone une branche copulatrice par laquelle ses noyaux passent dans l'oogone ; mais on n'observe ni fusion, ni dégénérescence de noyaux : en sorte que l'oospore mûre renferme un nombre de noyaux égal à la somme des noyaux mâles et des noyaux femelles.

La mitose s'effectue par rejet du nucléole, individualisation de deux chromosomes suivant le type des *Urédinées* et des *Basidiomycètes*. Les *Ancylistes* offrent donc d'importantes différences à l'égard des *Chytridiacées*, des *Saprolégniées*, des *Péronosporées* et des *Mucorinées*.

CHAPITRE IV. — Les *Mucorinées*. — Chez le *Mucor fragilis*, la zygospore âgée renferme de gros noyaux de copulation et, en outre, des noyaux à membrane mince et à nucléole très petit. Ces derniers situés en général au voisinage de la membrane, offrent des indices de dégénérescence. Ce sont apparemment les noyaux du plus grand gamétange qui n'ont pas trouvé à s'apparier par suite de l'excédent habituel des noyaux femelles sur les noyaux mâles. L'auteur repousse l'idée d'une dégénérescence normale portant sur un nombre déterminé de noyaux comme la chose se passe dans le périplasme des *Péronosporées*. Sans avoir étudié les azygospores, Dangeard prévoit qu'on n'y rencontrera ni conjugaisons nucléaires, ni mitoses, ni dégénérescences.

Le *Sporodinia* offre les mêmes phénomènes essentiels. On trouve en outre dans la zygospore âgée de 10 à 20 corpuscules chromatiques sans relation avec les noyaux ; ils sont disséminés sans ordre et n'exercent aucune action chimiotactique sur les noyaux. Aussi, malgré quelque analogie avec le cénocentre décrit par Stevens chez les *Péronosporées*, ces corpuscules paraissent-ils représenter une simple modification amorphe de la mucorine.

La zygospore est revêtue par les membranes du gamétange doublées des membranes propres divisées en épispore et endospore. La couche charbonneuse appartient à l'épispore. Dangeard ne se préoccupe pas des cas dans lesquels elle est déjà distincte avant la mise en communication des protoplasmes des gamétanges.

Les phénomènes de fécondation qui s'accomplissent dans la zygospore assignent aux *Mucorinées* une place exceptionnelle. Tandis que, chez les *Péronosporées* où l'œuf est composé, la cellule uninucléée se retrouve du moins dans les zoospores, la spore des *Mucorinées*, pas plus que la zygospore n'est à aucun moment uninucléée ; partout et toujours l'individu est composé ; jamais il ne revient à l'état de simple énergide.

CHAPITRE V. — Les *Hemiasci*. — Brefeld a fondé la classe des *Hemiasci* pour les genres munis d'asques semblables à des sporanges (*Ascoideen*, *Protomyceten*, *Theleboleen*). Il les considère comme la souche des *Ascomycètes*, détachée des *Zygomycètes* au niveau des *Choanéphorées* et des *Rhizopées*. Dangeard y voit plutôt des sporanges

ressemblant à des asques, mais ne présentant pas à leur naissance de phénomènes de caryogamie.

Les sporanges ont été transmis aux *Hémiascées* et aux Ascomycètes par un ancêtre commun ; mais cet ancêtre est plus reculé que celui qui a transmis aux *Ascomycètes* la fonction sexuelle, puisque Dangeard ne prévoit pas la possibilité de la régression de cette fonction chez les Champignons. Comme, d'autre part, il voit dans la caryogamie des *Ascomycètes* un legs des *Chytridiacées* déjà en possession de la sexualité, il conclut que les *Hémiascées* descendent de ces *Chytridiacées* qui n'ont reçu des *Monadinées zoosporées* que leurs sporanges et leurs kystes. La disparition des fouets dans les deux séries indépendantes est l'effet du même défaut d'usage de ces organes de natation chez les végétaux adaptés à la vie aérienne.

Cette définition posée, les *Thelebolus* doivent être retirés des *Hemiasci*, puisque la caryogamie prélude à la formation du sporange. Par contre le nouveau genre *Protascus*, parasite dans les Anguillules du crotin comme les *Myzocyttium*, se range automatiquement parmi les *Hemiasci*, en dépit des traits communs qu'il présente avec les *Podocapsa*, tels que les spores claviformes au nombre de 8 ou d'un multiple de 8, orientées de la même façon que les spores appendiculées dans l'asque des *Podocapsa* ou tel que l'expulsion des spores par une projection en feu d'artifice, grâce au gonflement de la matière intersporaire qui, toutefois, ne serait pas un épiplasma.

L'unique espèce du genre nouveau *Protascus*, nommée *Protascus subuliformis* Dang. est représentée par un ou deux articles qui se renflent en forme de bouteille à col recourbé et se transforment intégralement en sporanges. Le col s'applique à la paroi du corps de l'Anguillule et la digère. Des mitoses simultanées appartenant incontestablement au type de la téléomitose donnent les noyaux des spores. Le nombre de celles-ci varie en raison inverse du nombre des parasites nourris par la même Anguillule. Les spores se fixent sur de nouvelles Anguillules par leur extrémité amincie ; leur protoplasma passe dans le corps du ver par un tube germinatif et le cycle recommence. Les mycologues de la vieille école auraient supposé qu'il s'agit d'une Sordariée réduite par adaptation parasitaire à ses organes reproducteurs ; mais Dangeard ne croit pas aux réductions parasitaires et moins encore à l'apogamie chez les Champignons.

L'étude des *Protomyces macrosporus* amène l'auteur à conclure contrairement à Popta, que les spores contenues dans le sporange enkysté sont toutes uninucléées, et qu'il ne subsiste autour d'elles, ni noyaux inemployés, ni épiplasma. Les spores ne sont retenues ensemble que par une substance incolore analogue à celle qui existe dans les sporanges des *Chytridiacées*.

Les *Protomyces* comme les *Protascus*, très voisins des *Chytridiacées*, commencent la série des *Hemiasci*. Les *Taphridium* viennent ensuite. Ils ont été séparés avec raison des *Exoascus* par Lagerheim et Juel. Dangeard transcrit les observations de Juel et souligne, comme un fait remarquable, la distinction nette du thalle en partie fructifère et partie végétative et surtout l'existence d'un épiplasma périphérique sans noyaux, aussi net que chez les *Ascomycètes*.

L'asque n'a, en définitive, aucune supériorité sur le sporange, il ne s'en distingue par aucun caractère morphologique. Le nombre défini des spores, leur forme compliquée, leur état pluricellulaire (indiqué par les protospores du *Taphridium algeriense*) l'appareil d'expulsion complexe, l'épiplasma, tous ces perfectionnements ont été obser-

vés dans les sporanges comme dans les asques. La distinction originelle, fondée sur la caryogamie, n'a aucune conséquence sur l'état définitif de l'organe.

L'origine du périthèce chez les Ascomycètes.

Le Botaniste, 10^e série, 1907, p. 1-385.

ANALYSE FAITE PAR M. LE PROFESSEUR VUILLEMIN.

Ce n'est point une tâche aisée que d'exposer en quelques pages la prodigieuse somme de travail dépensée pour composer ce Livre de près de 400 pages et les 91 planches qui l'accompagnent, dont 87 reproduisent les dessins de l'auteur. La description des espèces aux divers stades de leur développement tient, à elle seule, 335 pages. Il ne faut pas croire que ce soit une sèche énumération de formes et de structures; les faits se déroulent logiquement suivant un plan arrêté dans l'introduction et résumé dans les considérations générales.

L'auteur suit le chemin qu'il s'est tracé, sans chercher de points de comparaison en dehors du sujet qu'il a circonscrit, sans s'égarer dans des considérations accessoires, sans s'attarder à de longs détails sur les faits intéressants qui lui feraient perdre de vue le chemin qu'il poursuit. Ce but était de poser des lois définitives, absolues, au sujet de la filiation des Ascomycètes, Dangeard pense l'avoir atteint: « Nous pouvons dire que le problème de la descendance des Ascomycètes est complètement résolu... » Dangeard semble admettre que toutes les ramifications de l'arbre généalogique des Champignons sont représentées dans la nature actuelle; il déclare que les Champignons laisseront suivre la filiation même des genres et des espèces quand on connaîtra mieux tous les caractères dont l'importance avait été jusqu'alors méconnue.

L'énorme masse d'observations dont Dangeard publie les résultats l'a donc complètement affermi dans les convictions qu'il avait acquises par ses études antérieures. « Heureusement, dit-il, nous avions confiance en nos idées; nous étions convaincu qu'aucune exception n'était possible dans les lois qui ont réglé l'évolution de la sexualité chez les Champignons. » Cherchons à saisir ces idées.

Les Ascomycètes constituent un rameau monophylétique du groupe monophylétique des Champignons. Leurs ancêtres ne peuvent pas être cherchés ailleurs que chez les Champignons inférieurs oosporés. La chose est tellement évidente, qu'elle devra forcément entraîner tous les suffrages. Les Ascomycètes ont pour point de départ un ancêtre siphomycète plus ou moins semblable au *Myzocyttium vermicolum*. L'union des gamétanges domine toute l'évolution de la reproduction sexuelle chez les Champignons siphomycètes; c'est aussi le point de départ de toutes les modifications rencontrées chez les Champignons supérieurs.

Le genre *Dipodascus* apparaît comme un témoin de la transformation des Siphomycètes en Ascomycètes. Il n'est pas seulement intermédiaire entre les Péronosporées et les Ascomycètes comme l'admet Juel, il représente un terme de passage entre ces deux groupes dont il cumule les propriétés essentielles. Son étude montre d'une façon

incontestable que le premier des Ascomycètes n'est autre chose que le dernier des Phycomycètes, ce qui suffirait à écarter toute idée de filiation avec les Floridées.

Dangeard tient d'ailleurs à montrer que l'hypothèse d'une telle filiation est insoutenable en elle-même. L'asque ne peut être homologué au carpospore qui tient sa place dans l'ontogénie, parce que le carpospore est formé de spores exogènes; et, si Dangeard a dû invoquer ailleurs le passage du sporange au sporophore, il n'a pas de raison d'admettre le passage de l'asque entosporé aux appareils ectosporés. L'asque peut, bien moins encore, être homologué au tétrasporange des Floridées, car celui-ci représente la génération asexuée, tandis que l'asque est le terme de la génération sexuée.

Pour des motifs analogues, on écartera l'hypothèse d'un rapport de filiation des *Pyronema*, soit avec les Vauchériées, soit avec les Œdogoniées, parce que le phénomène d'anastomose du *Pyronema* rentre dans l'ordre de ceux qui régissent l'union des gamétanges chez les Siphomycètes.

L'Ascomycète procède du Siphomycète par transformation portant à la fois sur le sporophyte (thalle asexué et sporange) et sur le gamétophyte (thalle sexué et sporogone).

Dans le thalle, asexué ou sexué, la structure continue fait place à la structure cloisonnée; le sporange devient un conidiophore, le gamétange se transforme de même en gamétophore; le sporogone devient un asque.

Ces diverses transformations se manifestent dans l'agencement des noyaux. La numération des noyaux tient donc la première place dans tout le volume; le noyau apparaît comme le symbole de l'unité biologique indivisible. Dangeard ne s'attardera pas à discuter sur le rôle des centrosomes dans la fécondation ou à chercher la raison de la copulation des noyaux dans une structure incomplète produite par la réduction chromatique. La question des chromosomes est à peine touchée incidemment à propos de l'*Ascobolus furfuraceus*, où leur nombre est fixé à 4, celle des centrosomes et des asters à propos du *Pyronema confuens*. Sans être entièrement d'accord avec Harper, Dangeard ne semble pas s'être fait une opinion personnelle bien précise. C'est le noyau en bloc qui l'intéresse. Il ne compte plus dès qu'il cesse d'être bien délimité ou qu'il se vide; il est considéré comme un dégénéré et les éléments chromatiques, dispersés ou déformés, sont envisagés comme de simples aliments.

L'appareil végétatif ne laisse apparaître aucune distinction entre le sporophyte et le gamétophyte. Tout le développement se fait avec n chromosomes, parce que la réduction chromatique s'accomplit à la germination de l'œuf. De la sorte, l'alternance des corps végétatifs qui est si nette chez les Muscinées, les Cryptogames vasculaires, les Phanérogames, a pu être remplacée fréquemment par une simple alternance de fructifications. La numération des chromosomes est donc sans intérêt; celle des noyaux permettra d'apprécier la distance qui sépare chaque espèce du point de départ placé dans le groupe des Siphomycètes.

Déjà, à cet égard le *Dipodascus albidus* chevauche sur la limite inférieure. Toutefois les articles plurinucléés ne sont pas strictement cantonnés dans les degrés les plus bas de la série; on les retrouve à tous les niveaux; chez les Gymnoascées (*Ctenomyces*, *Amauroascus*), des Pénicilliées (*Eurotium*, *Aphanoascus*), des Monascées, des Pyronemacées (*Ascodesmis*, *Pyronema*), des Ascobolées (*Ascobolus*, *Saccobolus*), des Sordariées, et aussi chez des *Pyrenomycètes*, tels que *Hypocopa* et *Sporormia*.

Les articles passent à la structure uninucléée chez les *Erysiphe*, *Thelebolus*, *Rhyparobius*, *Chaetomium*, *Podospora*, *Epichloë*, *Fumago*.

Ce caractère varie entre espèces voisines et pourrait justifier quelques remaniements dans la classification. On mettra volontiers sur le compte du défaut d'homogénéité du genre *Endomyces* le contraste des cellules uninucléées d'*Endomyces decipiens* avec les articles et les segments plurinucléés d'*Endomyces Magnusii*. La présence d'un seul noyau dans la plupart des cellules des *Podospora* fait soupçonner que ce genre est moins proche des *Sordaria* que ne l'indiquent les auteurs et qu'il a des affinités tout à la fois du côté des *Sordariées* et des *Chaetomiées*. On note des différences analogues au sein des divers groupes: l'unité habituelle chez les *Rhyparobius* et les *Thelebolus*, la pluralité chez les *Ascobolus*; l'unité chez les *Chaetomium*, la pluralité chez les *Sordaria*, l'unité chez les *Podospora*, la pluralité chez les *Hypocopra*, l'unité fréquente chez les *Epichloë* et les *Fumago*, tandis que la plupart des Pyrénomycètes ont des articles plurinucléés.

La fixité de ces types est loin d'être absolue dans chaque espèce: les oïdies des *Ctenomyces* n'ont qu'un noyau; les cellules très allongées des *Thelebolus*, des *Podospora* en ont plus d'un.

Les Aspergillées à elles seules fournissent toute la gamme des variations. Chez l'*Eurotium herbariorum*, la pluralité se poursuit jusque dans les conidies, bien que l'état uninucléé des spores soit un phénomène ancestral; et c'est là, aux yeux de Dangeard, le caractère distinctif si longtemps cherché entre les genres *Eurotium* et *Aspergillus*. Dans ce dernier genre, l'état uninucléé, acquis dans les conidies et les stérigmates, ne s'étend pas au mycelium; la même condition se propage aux branches supérieures des conidiophores chez le *Penicillium crustaceum*, tandis que chez le *Penicillium vermiculatum* Dang. elle se généralise, même dans le thalle.

Le calibre des filaments ne paraît pas étranger au nombre des noyaux contenus dans chaque article. Jamais on n'a saisi de lien direct entre le cloisonnement et la division des noyaux. Le défaut de cloisons dans les groupes inférieurs a pourtant sa raison d'être phylogénétique. Dangeard y voit une conséquence immédiate de la pénurie d'hydrates de carbone nécessaires à la confection des cloisons. Ce défaut a été corrigé de bonne heure chez les Algues, grâce à la nutrition holophytique qui leur livre à discrétion l'acide carbonique de l'air. Il ne disparaît chez les Champignons que par les progrès de la nutrition saprophytique ou parasite.

Au reste, les caractères de l'appareil végétatif sont tenus pour être relativement mal fixés. La transformation du sporange en conidiophore doit jalonner plus sûrement le chemin du progrès.

On peut très bien admettre que les conidiophores ont pris naissance, tantôt par transformation directe des sporanges, et tantôt par remplacement; mais certaines observations semblent mettre hors de doute que le second cas est beaucoup plus rare qu'on serait tenté de le supposer au simple aspect des appareils. La substitution des appareils conidiens aux sporanges s'est accomplie par deux procédés différents. Les articles plurinucléés ayant la valeur de sporanges se sont dissociés sans former de spores: ce sont les oïdies; ces dernières ne peuvent être distinguées ni des conidies ni des cellules végétatives ordinaires, quand elles deviennent uninucléées. Plus souvent, les articles plurinucléés ont bourgeonné des spores à l'extérieur.

Aucun sporange chez les Ascomycètes n'est resté fonctionnel ; on ne trouve pas d'appareil fournissant encore normalement des spores endogènes. Aussi faut-il considérer comme extraordinaire la présence de spermaties à l'intérieur même de certains articles de *Fumago salicina*. Ces formations endosporées, comme celles de *Dematium pullulans* et de *Gleosporium*, sont mises sur le compte du réveil d'une tendance ancestrale : la sporulation par sporanges, mais le phénomène n'a plus de fixité ; c'est un accident ; le bourgeonnement de conidies exogènes reste la seule forme normale de la reproduction sexuelle.

La forme du sporange persiste dans les conidiophores renflés en tête. Pour ne citer que les *Aspergillus*, tout semble indiquer que les renflements qui supportent les chaînettes de conidies représentent des sporanges dont les spores sont devenues exogènes. Cette tendance se réveille chez les *Penicillium* qui renflent leurs articles dans des conditions insolites de végétation,

D'après cette conception, les *Aspergillus* apparaissent comme les héritiers assez directs des Siphomycètes. Et pourtant ils sont loin d'être les plus simples des Ascomycètes.

L'étude des organes sexuels donnera de nouvelles preuves que le perfectionnement n'a pas marché d'un pas égal dans les diverses parties de la plante. Il n'y a donc pas de raison pour subordonner l'une à l'autre certaines familles telles que les Gymnoascées, Pénicilliées et Monascées. Ce sont des rameaux, tous de parenté rapprochée, détachés vers le même niveau de la souche issue des Gamétangiées. Ce fait nous explique que les nombreuses formes qui appartiennent à ces divers groupes se rapprochent plus ou moins des formes ancestrales. Dangeard ne trouve donc aucun fait capable d'ébranler sa conviction et il conclut à l'existence de relations certaines entre les conidiophores et les sporanges ancestraux des Siphomycètes.

Cette conclusion va servir de base à la théorie de Dangeard sur l'évolution de la sexualité chez les Ascomycètes.

Généralisant une concordance qui existe chez les Algues et chez les Champignons munis de zoospores ou de zoogamètes, Dangeard pense que personne ne conteste plus qu'un gamétange est l'équivalent d'un sporange et qu'un gamète représente une spore affaiblie.

La spore est, en principe, une cellule uninucléée ; le noyau est la partie essentielle du gamète comme de la spore ; la fusion de deux noyaux est le signe distinctif de la fécondation ; il n'existe pas de phénomènes sexuels en dehors de la caryogamie. La différenciation en mâle et femelle est un phénomène accessoire, indépendant de la fécondation. Chez les Siphomycètes, elle s'est attachée aux gamétanges, non aux gamètes. Les gamétanges fonctionnels sont exceptionnels chez les Ascomycètes ; on les connaît seulement dans les familles inférieures, transitoires, des Dipodascées et des Erémascées. Partout ailleurs les gamétanges sont nuls ou réduits à l'état de vestige ; ils sont remplacés par des gamétophores. Les Ascomycètes se partagent donc en deux sections inégales ; les GAMÉTANGIÉES et les GAMÉTOPHORÉES.

Le gamétophore procède du gamétange comme le conidiophore procède du sporange. Si le gamétange tout entier se réduit à une cellule unique comme un sporange monosporé, le gamétophore se confond avec le gamète. Les gamètes distincts ont peu de chances de se rencontrer et la parthénogénèse devient fréquente : c'est ce qu'on

observe chez les Endomycétées et les Saccharomycétées réunies dans la division des CHORISTOGAMÈTES.

La seconde division des Gamétophorées réunit, sous le titre de DIPLOGAMÈTES, la plupart des Ascomycètes, tous ceux qui ont des périthèces ou des apothèces bien développées. La caractéristique de cette division est tirée des diplogamètes, c'est-à-dire de cellules contenant deux noyaux appartenant à des lignées différentes et destinées à donner l'œuf en se copulant. L'œuf ne s'individualise pas autrement que les gamètes; mais il donnera en germant sur place l'asque qui est un sporogone, c'est-à-dire l'organe reproducteur issu de la fécondation, c'est-à-dire le terme de la génération sexuée.

Les diplogamètes ne se forment pas dans les gamétanges, mais dans les ramifications du gamétange transformé, de même que l'appareil conidien de l'*Aspergillus* provient du renflement assimilé à un sporange. Dans toutes les espèces de Diplogamétées les gamètes sont donc portés directement par les gamétophores fournis par les gamétanges. Le gamétophore représente en quelque façon le contenu du gamétange devenu extérieur par migration dans les branches issues de la ramification du gamétange. Il appartient comme celui-ci à la génération sexuée et représente une complication nouvelle de l'appareil de reproduction sexuée qui constitue la partie essentielle du périthèce.

Les gamétanges ne disparaissent pas d'emblée en donnant naissance au gamétophore. Aux stades inférieurs de l'évolution des Diplogamétées, on reconnaît encore les gamétanges ancestraux à leur forme spéciale et même à leur association par paires plus ou moins différenciées chez l'*Amauroascus verrucosus*, les éléments de chaque couple paraissent provenir de thalles distincts. Dangeard ne se refuse pas à accorder à ces deux sortes de thalles le nom de *thalle mâle* et de *thalle femelle*, mais il considère comme absolument indiscutable l'absence de fécondation actuelle, de phénomène sexuel au niveau des gamétanges.

On observe parfois une large communication entre les vestiges des gamétanges. La perforation, souvent décrite chez les *Monascus*, *Pyronema*, etc., est au moins aussi nette chez une nouvelle espèce de *Penicillium*, le *P. vermiculatum* Dang. Plus souvent elle fait défaut; Dangeard refuse toute créance à la description de Harper au sujet de l'existence momentanée de cette communication chez les Erysiphées. Mais, que la perforation soit apparente ou non, il s'établit entre les organes associés des relations portant sur le contenu non figuré. Jamais un noyau ne passe de la branche mâle dans le gamétange femelle. Comme les diplogamètes tirent nécessairement leurs noyaux d'un même gamétange, un seul gamétange restera fertile en donnant un gamétophore. Ce n'est pas nécessairement celui qui revêtait les apparences du sexe féminin chez les Siphomycètes; dans les trois genres de Gymnoascées étudiés par Dangard (*Ctenomyces*, *Amauroascus*, *Aphanoascus*), il semble certain que c'est le rameau anthéridien qui fournit le gamétophore.

L'autre rameau se consacre à nourrir le rameau reproducteur; un courant s'établit entre les deux vestiges des gamétanges et transmet les réserves alimentaires du rameau stérile au rameau d'où part le gamétophore; le résultat est le même quand l'aboutissement est large ou quand le passage s'effectue uniquement par osmose.

Dans ces conditions, le nom de gamétanges ne répond plus aux fonctions actuelles, il est remplacé par celui de pseudo-gamétanges. Celui qui donnera le gamétophore est un ascogone, l'autre réduit au rôle de nourrice, reçoit le nom de trophogone.

Si l'on se souvient de la théorie de Dangeard sur l'origine de la sexualité, on ne sera pas surpris de voir qu'il admet une dissociation secondaire des phénomènes sexuels en actes essentiellement sexuels et en actes faisant retour aux phénomènes nutritifs. Nous venons de voir qu'il reconnaissait la qualité de mâle et de femelle aux pseudo-gamétanges et même aux thalles dont ceux-ci émanent; il retrouve aussi les caractères de l'affinité sexuelle dans les rapports de ces organes désormais étrangers au phénomène sexuel essentiel, à la fécondation qui reste l'apanage des éléments nucléaires représentant les gamètes. Chez le *Penicillium vermiculatum* dit-il, l'ascogone attire le pollinode, comme l'oogone d'un *Saprolegnia* attire les branches d'une anthéridie; il y a, disons le mot, affinité sexuelle, phénomène qui n'est pas sans analogie avec les phénomènes de parasitisme. Il y a homologie des organes, ainsi que le soutenait de Bary. Mais ni la différenciation sexuelle, ni l'affinité sexuelle ne permettent de les considérer comme des organes sexuels fonctionnels, puisqu'ils ne donnent plus naissance directement à l'œuf.

Parfois plusieurs couples de pseudo-gamétanges collaborent à l'édification d'un seul périthèce. Ce caractère amène Dangeard à éloigner le genre *Ascophanus* des Ascobolées pour le rapprocher des *Pyronema* polyascogonés.

On ne trouve aucun filament comparable au trophogone chez les Ascobolées. Néanmoins l'ascogone se distingue de bonne heure, notamment chez le *Thelebolus stercoreus*, que ce caractère oppose aux Hemiasci. Ce genre se rattache incontestablement aux Ascobolées, bien qu'il ait peut-être des affinités avec les Erysiphées. L'ascogone est moins nettement individualisé chez *Ascobolus glaber* que chez *Ascobolus furfuraceus*. Il n'est représenté que par un filament enroulé à son extrémité en plusieurs tours de spire sans qu'on puisse fixer la limite entre la portion végétative et la portion reproductrice. Chez l'*Ascobolus mirabilis*, le filament même d'où partent les cellules ascogènes donnera, au moment de s'incurver, les rameaux recouvrants qui en se ramifiant formeront le périthèce; il restera nu à sa partie inférieure.

Les vestiges du sporange ancestral sont devenus méconnaissables chez les Pyrénomycètes étudiés. Non seulement on ne trouve jamais de trophogone bien distinct des filaments recouvrants, mais encore l'ascogone est si mal caractérisé qu'on pourrait contester son homologie avec les pseudo-gamétanges, si l'on n'avait la série complète des intermédiaires permettant d'envisager les Ascomycètes comme une lignée ininterrompue dont les termes les plus élevés sont ceux où les caractères des Siphomycètes sont le plus complètement effacés.

Les Erysiphées, avec leurs cellules uninucléées n'offrent plus aucune trace d'un organe comparable à un sporange. Les rameaux copulateurs, tout en gardant les noms d'ascogone et de trophogone, ont une origine différente: ce sont des conidiophores transformés.

Les espèces étudiées dans ce Mémoire sont:

Dans la première section (Gamétangiées): *Dipodascus albidus* Lag., *Eremascus albus* Eid.

Dans la seconde section (Gamétophorées), la première division (Choristogamétées) est décrite en grande partie d'après les auteurs. Nous trouvons pourtant des observations

nouvelles concernant *Endomyces Magnusii* Ludw., *End. decipiens* (Tulasne) Reess, *Saccharomyces Anguillulæ* sp. nov.

La division des Diplogamétées comprend les Périsporiacées, les Discomycètes et les Pyrénomycètes. Dangeard adopte provisoirement la classification courante, tout en faisant observer qu'elle repose sur des caractères superficiels. Il avait songé à réduire ces trois ordres à deux groupes fondés sur le mode de formation des asques. Dans le premier groupe des Rectascées, les diplogamètes se forment en série; dans le second groupe des Curvascées, les diplogamètes occupent le sommet d'un rameau courbé en crochet. Autant qu'on peut en juger d'après le nombre encore restreint d'espèces étudiées, les Rectascées correspondent sensiblement aux Périsporiacées, les Curvascées réuniront probablement les Discomycètes et les Pyrénomycètes, bien que l'on connaisse quelques exceptions, peut-être seulement apparentes.

Parmi les Périsporiacées, Dangeard étudie, *Ctenomyces serratus* Eid., *Amauroascus verrucosus*, Eid., *Aphanoascus cinnabarinus* Zukal, *Penicillium crustaceum* Link., *P. vermiculatum* Dang, *Eurotium herbariorum* (Wigg.), *Aspergillus flavus* Link., *A. fumigatus* Fres., *A. clavatus* Desm., *Sterigmatocystis ochracea* Wilhelm., *St. nidulans* Eid., *St. nigra* Cram, *Monascus Barkeri* Dang., *M. purpureus* Went, *Erysiphe Martii* Lev., *E. Cichoracearum* D C., *E. communis* Walls.

Parmi les Discomycètes: *Ascodesmis nigricans* Van Tieg. (comprenant *A. aurea* Van Tieg, *Boudiera hyperborea* Claussen von Karsten, *Boudiera Clausseni* Henn.), *Pyronema confluens* Pers., *Ascophanus ochraceus* Bond., *Thelebolus stercoreus* Tode, *Rhyarobius brunneus* Bond., *Rh. Cookei* Bond, *Ascobolus furfuraceus* Pers., *A. glaber* Pers., *A. mirabilis* Dang. (nom provisoire pour un champignon dont aucun périthèce n'a formé d'asques), *Saccobolus violasceus* Bond.

Parmi les Pyrénomycètes : *Chaetomium spirale* Zopf., *Sordaria fimicola* Rob., *S. macrospora* Auersw., *Hypocopra merdaria* Fries., *Podospira hirsuta* sp. nov., *Sporormia intermedia* Auersw., *Epichloë typhine* Pers., *Fumago salicine* Mont.

Il faudra se reporter à l'original pour connaître tous les détails mentionnés au sujet de chaque espèce, nous avons dû nous borner à résumer les notions d'ordre général que Dangeard a voulu étayer sur ce long travail d'observations. On y trouvera aussi d'utiles renseignements sur les procédés de culture des Ascomycètes.

Nous signalerons en terminant quelques espèces nouvelles: *Penicillium vermiculatum* Dang. Cette espèce, à l'inverse de ses congénères donne les périthèces plus aisément que les conidiophores, surtout à l'étuve à 25°. Les conidies de 2-3 μ sont d'une couleur bleu cendré tranchant sur le mycelium jaune. Le trophogone s'enroule comme un serpent autour de l'ascogone robuste et s'y abouche largement par son extrémité dilatée. Le périthèce reste longtemps allongé, puis devient elliptique, rarement sphérique, noir. Chaque asque contient 8 spores incolores, elliptiques, échinulées.

Sous le nom d'*Aspergillus fumigatus* Fres., Dangeard décrit une espèce donnant d'abondants périthèces. D'après les exemplaires qui nous ont été obligeamment communiqués par l'auteur, nous croyons qu'il s'agit de l'*Eurotium malignum* Lindt.

Nous ne reviendrons pas sur l'*Ascobolus mirabilis* Dang., dont les asques sont inconnus, et qui est caractérisé par son périthèce porté au sommet de l'ascogone restant nu à la base.

Le *Podospora hirsuta* Dang. se rapproche du *P. pleiospora* par la dimension des spores ($25.30 \mu \times 4 \mu$); mais celles-ci atteignent le nombre de 128. De plus elles présentent un seul appendice au lieu de deux. Cette espèce rappelle aussi le *P. curvicolla*, dont les spores toutefois n'ont que $14 \mu \times 8 \mu$.

SEXUALITÉ CHEZ LES CHAMPIGNONS INFÉRIEURS.

Si l'effort principal, dans la découverte des phénomènes sexuels, a porté sur le groupe des Champignons supérieurs, je n'ai pas négligé cependant la recherche de l'acte fécondateur chez les champignons inférieurs; c'est ainsi que j'ai contribué à sa détermination chez les Péronosporées et les Saprologniées; j'ai fait connaître également en quoi consistait cette fécondation dans le *Polyphagus Euglenæ* et la grande famille des Mucorinées; on en pourra juger d'après les analyses qui suivent :

Recherches histologiques sur les Champignons.

Le Botaniste, 2^e série, 1890, p. 63-149, avec 5 planches.

L'histologie des Champignons n'a fait tout d'abord que des progrès extrêmement lents, et la chose s'explique d'elle-même par la difficulté des colorations et la petitesse des noyaux dans ce groupe.

On n'avait guère réussi, jusqu'en 1889, qu'à démontrer l'existence d'éléments nucléaires dans le mycélium et les appareils sporifères de quelques Champignons; plusieurs auteurs comme Fisch, Chmielewski, Hartog, avaient bien essayé de déterminer le rôle des noyaux dans la fécondation, soit chez les Péronosporées, soit chez les Saprologniées; leurs tentatives avaient échoué : les conclusions auxquelles ils étaient arrivés se trouvaient entièrement fausses, mais on l'ignorait.

En 1890, commencent mes recherches histologiques sur les Champignons; je me trouve en face de très grandes difficultés; les méthodes n'avaient pas la perfection qu'elles possèdent aujourd'hui, et, au lieu de trouver le champ libre, on se heurtait à chaque instant à des notions fausses sur la mode d'action des noyaux dans les phénomènes reproducteurs. Il est relativement facile le plus souvent de vérifier des résultats exacts et même de les compléter; mais, lorsqu'on se trouve en face de conceptions erronées, le travail devient pénible; on doit arracher les mauvaises herbes avant de songer à les remplacer par autre chose.

Il ne faut donc pas trop s'étonner de la réserve qui se rencontre dans mon *Mémoire* de 1890 : une partie était consacrée à rectifier les observations de Chmielewski et de Fisch sur la structure de l'oogone et de l'anthéridie des *Cystopus*; je montrais égale-

ment l'inexactitude des faits décrits par Hartog et concernant une fusion successive des noyaux dans l'oospore; mes observations n'étaient pas suffisamment complètes et précises pour permettre d'établir exactement le rôle des noyaux dans la fécondation des Siphomycètes; je me bornai à établir que les gamétanges en présence renferment de nombreux noyaux et qu'une grande partie de ceux-ci entrent en dégénérescence au moment de la formation de l'œuf. « Peut-être un noyau de l'antheridie peut-il passer de l'oosphère par le canal de communication. En ce cas, quel est son rôle? Se fusionne-t-il avec un noyau de nature spéciale contenu dans l'oosphère? Est-ce de ce noyau ainsi renouvelé que proviennent les noyaux qui existent à la maturité des oospores entre le globule oléagineux et la membrane? C'est possible. » Cette dernière hypothèse a été démontrée depuis grâce aux travaux de botanistes dont les noms ont acquis une juste notoriété; à côté de Wager auquel nous devons une mention spéciale, puisque son premier Mémoire sur le *Peronospora parasitica* date de 1889, nous citerons Berlèse, Stevens, Trow, Miyake, Ruhland, Davis.

La fécondation nucléaire chez les Mucorinées.

Comptes rendus, t. CXLII, p. 645-646, 12 mars 1906.

Chez les *Mucorinées*, les gamètes ne constituent pas des cellules distinctes, ils restent à l'état d'énergides sexuelles représentées par leur noyau. Les portions terminales des branches copulatrices qui se séparent de leur support par une cloison et qui confondent leur contenu pour former la zygospore sont appelées à tort des gamètes : ce sont des gamétanges.

Le protoplasma des zygospores passe successivement de la structure dense à la structure vacuolaire, puis à la structure réticulaire et enfin à la structure vacuolaire.

A la fin de la phase réticulaire on observe, chez le *Mucor fragilis* et le *Sporodinia grandis*, des noyaux qui s'unissent deux à deux. Comme dans les cas ordinaires de fécondation nucléaire, les noyaux arrivent au contact : la membrane nucléaire disparaît en ce point : les nucléoplasmes se mélangent ; les deux nucléoles restent quelques temps distincts sous la même membrane, puis se fusionnent. Les zygospores mûres renferment un grand nombre de noyaux doubles de copulation : Ce sont eux qui fournissent à la germination les noyaux du nouveau thalle.

D'après Dangeard, chaque noyau d'un couple provient d'un gamétange différent parce que les fusions s'opèrent progressivement, au fur et à mesure des hasards de la rencontre par suite du mélange des protoplasmas.

Paul VUILLEMIN

Le Botaniciste, 9^e série.

Chez les Siphomycètes, il existe deux manières d'être des gamétanges en présence; l'une dans laquelle les gamétanges qui se mettent en communication sont semblables; il y a *isogamétangie* comme chez les Mucorinées; l'autre dans laquelle les gamétanges sont de taille et parfois aussi de forme différente; on les distingue alors en anthéridies

et oogones : il y a *hétérogamétangie* comme chez les Péronosporées et les Saprolegniacées.

L'*isogamétangie*, selon toute probabilité, a été léguée aux Mucorinées par les Chytridiacées voisines du *Zygochytium aurantiacum*. Cette espèce, qui n'a été étudiée jusqu'ici que par Sorokin, offre le plus grand intérêt : *a priori*, on doit admettre que les rameaux copulateurs et par suite les gamétanges qui les terminent sont plurinucléés ; selon toute probabilité, on rencontrera à l'intérieur de la zygospore des phénomènes nucléaires analogues à ceux que j'ai découverts chez les Mucorinées.

Dans les Mucorinées, les gamétanges renferment approximativement le même nombre de noyaux. Après la mise en communication des deux organes, il se produit une bipartition de noyaux avant la formation des énergides sexuels définitifs.

Cette division préalable des noyaux dans les gamétanges semble avoir un caractère général ; nous la retrouverons dans l'hétérogamétangie.

Il est inutile d'entrer dans des détails connus ; ces énergides se fusionnent par deux au fur et à mesure que le mélange des protoplasmas des deux gamétanges amène leur rencontre ; les noyaux qui ne trouvent pas à copuler entrent en dégénérescence, mais ils sont relativement peu nombreux.

La zygospore est un *œuf composé*, qui renferme un grand nombre de noyaux doubles de copulation. On y trouve également en abondance des substances de réserve, consistant en globules d'huile et en gros corpuscules chromatiques, ces derniers se colorent comme tous les cristaux de mucorine qui se rencontrent dans les jeunes zygospores, et je serais assez disposé à croire que les gros corpuscules chromatiques de la zygospore âgée sont constitués par de la mucorine.

Notons encore les changements de structure qui se succèdent dans la zygospore : structure dense, vacuolaire, réticulaire, alvéolaire, et la constitution de la membrane propre qui se divise en épispore ou couche charbonneuse et endospore, le tout enveloppé au contact par la membrane des gamétanges.

La conjugaison des Mucorinées réalise un type normal et primitif de sexualité par communication directe des gamétanges, et je serais bien étonné si l'on rencontrait chez les divers genres non étudiés des variations considérables par rapport à mes observations sur le *Mucor fragilis* et le *Sporodinia grandis*.

Ces variations ne peuvent guère exister, car le nombre des énergides en présence de provenance opposée n'est pas soumis à de grands écarts.

Ces conclusions mises en doute par Lendner ont été vérifiées et complétées tout récemment sur plusieurs exemples de Mucorinées par Moreau.

Note sur la germination de l'oospore de l'*Ancylistes Closteri*

Bull. Soc. Linnéenne de Normandie, vol. X, 1887 et *Le Botaniste*, 9^e série, p. 216, 1906.

J'ai suivi en détail le développement de l'*Ancylistes Closteri* et sa reproduction sexuelle : la conclusion de ces recherches est la suivante :

Si l'on examine les diverses manières d'être des gamétanges soit chez les Chytridiacées,

soit chez les Saprologéniacées et Péronosporcées, soit chez les Mucoracées, on voit que le type de l'*Ancylistes* est nettement caractérisé, malgré l'incertitude qui règne encore sur la partie finale du phénomène sexuel.

En admettant qu'au moment de la germination de l'oospore, un certain nombre de gamètes soient sacrifiés, cette dégénérescence serait en tout cas fort tardive, alors que partout ailleurs elle est précoce, soit qu'elle porte simplement sur les énergides du périplasme (*Albugo Bliti*), soit qu'elle s'étende également à la plupart des énergides de l'antheridie et de l'oosphère (*Albugo candida*); par cette persistance des énergides sexuels et probablement par l'absence de fusion des noyaux, l'oospore de l'*Ancylistes* constitue une exception remarquable.

Recherches sur la structure du *Polyphagus Euglenæ*. et sa reproduction sexuelle.

Le Botaniste, 7^e série, p. 213-257, avec 2 planches.

Les résultats nouveaux qui sont exposés concernent : A. La structure histologique ; B. Le développement ; C. La reproduction sexuelle en général.

Au stade de repos, le noyau du *Polyphagus Euglenæ* possède une structure caractéristique : on y trouve une membrane nucléaire, un nucléole arrondi et excentrique, un nucléoplasme légèrement chromatique et un suc nucléaire incolore.

J'ai groupé récemment, sous le nom de cœnosphères des corpuscules spéciaux colorables rencontrés dans le cytoplasme d'un certain nombre de Champignons.

Le *Polyphagus* m'a permis d'étudier à nouveau ces formations ; il n'est pas inutile de résumer leur histoire, afin d'éveiller l'attention des histologistes sur ce nouvel élément de la cellule.

Propriétés générales des cœnosphères. — Les cœnosphères sont des sphérules à contour net, qui sont formées par une substance dense et homogène ; cette substance se colore par le carmin et l'hématoxyline, mais très difficilement ; la fuchsine acide donne souvent de meilleurs résultats ; parfois la coloration rouge obtenue est intense et rappelle celle qu'on obtient par l'action du même réactif sur les pyrénoides.

C'est avec les pyrénoides que les cœnosphères présentent la plus grande ressemblance, tant au point de vue de la forme qu'à celui de la structure et de la sensibilité aux réactifs.

Le *Polyphagus Euglenæ* est un Archimycète ; sa reproduction sexuelle doit, *a priori*, rappeler les phénomènes d'autophagie, tels qu'ils se sont montrés, au début de la sexualité.

L'autophagie sexuelle se produit entre deux individus manquant de l'énergie nécessaire à leur développement ultérieur ; cet état spécial leur confère la qualité de gamètes.

En général, les gamètes sont formés dans des gamétanges qu'on peut distinguer le plus souvent des sporanges ordinaires ; l'attraction sexuelle se manifeste dès la sortie du gamétange et avant tout développement végétatif des gamètes.

Il est possible qu'on découvre chez les Chytridinées une copulation entre gamètes pendant la période d'activité; mais, chez le *Polyphagus*, les gamètes sont tout d'abord *dépourvus d'attraction sexuelle*; celle-ci ne se développe que plus tard, *après une période de végétation*. Ce fait a entraîné quelques modifications intéressantes dans le mode de formation de l'œuf.

En effet, les gamètes s'étant dispersés, à leur sortie du gamétange, sans aucun souci d'une copulation ultérieure, ils se trouvent souvent éloignés les uns des autres, lorsque l'attraction sexuelle apparaît sous l'influence d'une disette d'aliments.

L'autophagie semble difficile à réaliser dans ces conditions; elle se fait cependant le plus simplement du monde; le gamète mâle utilise un de ses filaments nourriciers pour atteindre le gamète femelle; ce pseudopode perfore la paroi de l'ampoule et assure une communication entre les deux éléments sexuels; j'ai décrit comment s'opère ensuite le mélange des deux cytoplasmes.

La nature du pseudopode, les conditions dans lesquels il se forme, indiquent clairement que les phénomènes sexuels ne sont qu'une variante de la nutrition ordinaire.

Il est utile d'insister sur la découverte de kystes à un seul noyau, qui, extérieurement, ressemblent, à s'y méprendre, à des zygospores.

L'existence simultanée de kystes et de zygospores dans une même espèce, n'avait pas encore été signalée chez les Chytridinées.

Les kystes du *Polyphagus* sont dépourvus de la grosse sphère centrale d'huile qui se trouve dans les zygospores; si cette différence avait quelque valeur en dehors de l'espèce considérée, on serait en droit de penser que beaucoup des formations décrites comme kystes chez les Chytridinées ont en réalité une origine sexuelle; de nouvelles recherches sont nécessaires pour fixer définitivement nos connaissances sur ce point du développement des Archimycètes.

SEXUALITÉ CHEZ LES ALGUES.

J'ai découvert la sexualité chez un assez grand nombre d'algues inférieures: celles-ci appartiennent pour la plupart aux Chlamydomonadinées; j'ai fait connaître, l'un des premiers, comment les deux noyaux des gamètes se fusionnent en un seul.

Cette fusion des noyaux sexuels dans la fécondation a été découverte tout d'abord chez les animaux à la suite des observations d'Hertwig et d'Hermann Fol, ces dernières datant de 1877.

L'identité presque absolue des phénomènes reproducteurs chez les animaux dispensait les zoologistes de multiplier leurs observations et de les étendre à tous les groupes avant de pouvoir généraliser; aussi se bornent-ils à étudier en détail la fécondation des Echinodermes et celle de l'*Ascaris* du cheval. On doit citer plus particulièrement les travaux d'Hertwig, de Fol, de Boveri et de Carnoy.

Les botanistes qui s'étaient laissé devancer dans la découverte de la fusion des noyaux sont obligés de porter leurs efforts sur tous les groupes du règne végétal, à cause de la diversité des appareils reproducteurs.

C'est Schmitz qui indique le premier une copulation des noyaux dans les zygospores du *Spirogyra*; mais la petitesse des noyaux l'empêche de voir suffisamment les détails de la fusion : ces détails seront connus tout d'abord chez les Phanérogames à la suite des belles recherches de Strasburger, effectuées en 1884, suivies, quelques années après, par celles de Guignard.

Parmi les Cryptogames, les algues ont été étudiées les premières à ce point de vue : je signale, en 1886, une copulation des noyaux dans la reproduction sexuelle des Chlamydomonadinées, et Goroschankin vérifiait le fait peu de temps après, puis viennent les recherches de Klebahn, d'Oltmanns, de Wille, etc.

Recherches sur les algues inférieures.

Annales des Sciences naturelles, 1888, 7^e série, t. VII, p. 105-174.

Ce travail, précédé d'un court historique, comprend :

- 1^o Monographie des Chlamydomonadinées; description des espèces, considérations générales,
- 2^o Polyblepharides, gen. nov., type d'une famille spéciale,
- 3^o Relations des Chlamydomonadinées avec les autres familles d'Algues,
- 4^o Le mode de nutrition dans les deux règnes; ses principaux caractères,

L'idée directrice de cette étude est de rechercher dans le mode de nutrition la différence entre les deux règnes animal et végétal : « A chaque règne correspond une différence fondamentale dans le mode de nutrition. »

LA SEXUALITÉ DES INFUSOIRES CILIÉS.

La réalité des plus belles découvertes, de celles qui sont le mieux établies, se trouve parfois remise brusquement en question : c'est ce qui vient de se produire ⁽¹⁾ au sujet de la reproduction sexuelle des Infusoires ciliés, découverte par Maupas.

J'ai pensé qu'il était utile, dans ces conditions, de ne pas différer davantage

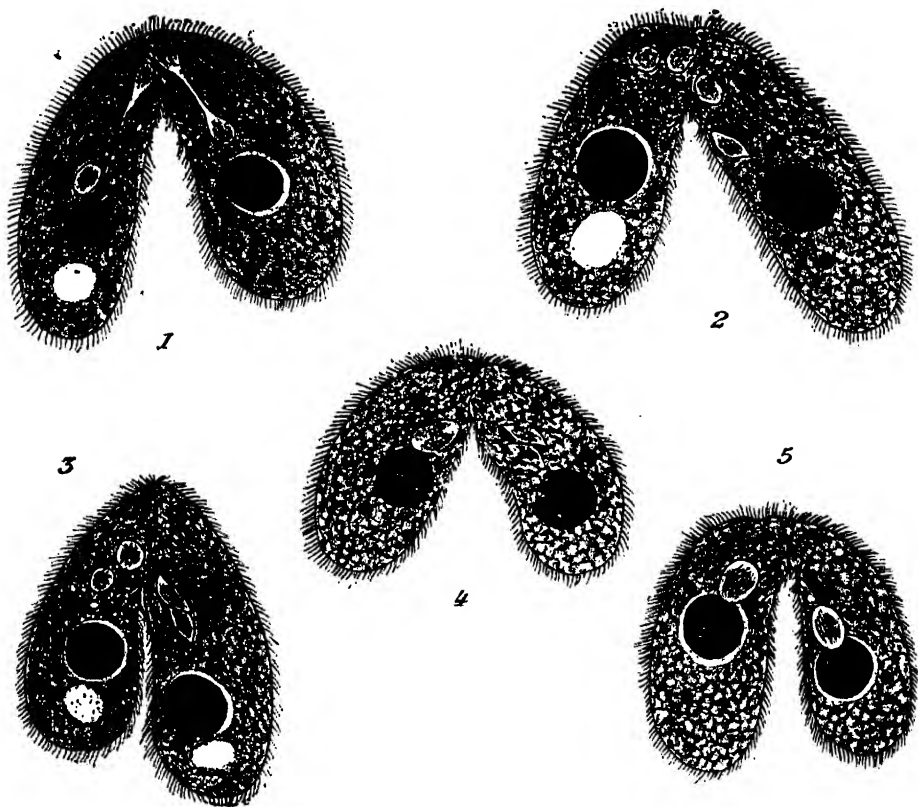
(1) A. DEHORNE, *La non-copulation du noyau échangé et du noyau stationnaire dans la conjugaison de Paramecium caudatum* (*Comptes rendus*, 27 mars 1911).

la publication des résultats que j'avais obtenus en étudiant à diverses reprises, et chez plusieurs espèces, les conditions de cette reproduction sexuelle.

La conjugaison des Infusoires ciliés.

Comptes rendus, 10 avril 1911.

J'ai pris comme type le *Colpidium colpoda*, non seulement parce que cette espèce m'a fourni tous les stades qui précèdent ou accompagnent la fécondation, mais aussi pour la raison que Hoyer, en 1899, a contesté chez ce *Colpoda* l'existence d'une fusion des noyaux sexuels ⁽¹⁾.



La conjugaison se produit suivant le schéma indiqué par Maupas, en ce qui concerne le nombre des divisions nucléaires et l'ordre dans lequel elles se produisent.

Les deux premières divisions du micronucléus sont caractérisées par la richesse des

(1) HOYER, *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Conjugaison* (*Arch. f. m. Anat.*, Bd. LIV, 1899).

noyaux en chromatine : celle-ci est répartie en fines granulations dont le nombre est variable aux différents stades et qui sont indépendantes les unes des autres ou associées en chaînettes. Ces deux divisions se distinguent aussi des suivantes par la longueur inusitée du fuseau à l'anaphase : celui-ci s'étend d'une extrémité à l'autre du corps sous forme d'un ruban chromatique finement granuleux, entouré complètement d'une membrane nucléaire dont il est séparé par un intervalle incolore.

Des quatre noyaux ainsi formés dans chaque individu conjugué, trois entrent immédiatement en dégénérescence et le quatrième se divise pour fournir un noyau stationnaire ou femelle et un noyau migrateur mâle.

Le fuseau, à cette division (*fig. 1*), n'occupe que la moitié de l'axe : il s'étend du macronucléus médian jusqu'au voisinage de la partie frontale où se trouve une communication directe entre le cytoplasme des deux individus en conjugaison.

Il est facile de voir qu'au moment de la rupture du connectif les noyaux provenant de cette troisième division, d'abord piriformes, ne tardent pas à prendre un contour ovale ou elliptique; dans chacun d'eux, on observe un paquet de fibrilles dirigées suivant le grand axe et au nombre de six à huit environ; les deux noyaux migrants occupent l'extrémité frontale de chaque individu : les deux noyaux stationnaires restent ordinairement au voisinage de chacun des macronucléus; il n'existe aucune différence de structure appréciable entre les noyaux migrants mâles et les noyaux stationnaires femelles.

Les deux noyaux mâles passent réciproquement d'un individu dans l'autre; ils conservent, pendant cette migration, leur aspect fibrillaire (*fig. 2*); chacun d'eux vient alors se placer parallèlement au noyau femelle correspondant et la fusion s'opère rapidement (*fig. 3*); les deux paquets de fibrilles de chaque noyau restent encore quelque temps distincts sous l'enveloppe commune (*fig. 4*); mais bientôt cette distinction s'efface et le noyau double de copulation n'est reconnaissable qu'à son volume et au plus grand nombre de ses fibrilles (*fig. 5*).

Fréquemment, la fusion des deux noyaux copulateurs ne se produit pas exactement au même moment à l'intérieur des deux conjugués; elle est parfois achevée dans l'un alors qu'elle n'est même pas commencée dans le second (*fig. 4*); on trouve d'ailleurs tous les intermédiaires.

On voit qu'il n'est pas possible d'envisager, même à l'état d'hypothèse, la dégénérescence du noyau stationnaire, alors que le noyau de fécondation ne serait autre chose qu'un noyau migrateur à extrémité entaillée.

Le noyau double de copulation va subir encore deux divisions successives avant la séparation des individus conjugués : elles ne diffèrent pas sensiblement, surtout la dernière, de la division ordinaire du micronucléus lors des bipartitions végétatives de l'Infusoire.

En présence de la conclusion formulée par Dehorne « que la conjugaison des Infusoires envisagée au point de vue nucléaire se ramène à un échange pur et simple du micronucléus entre les deux conjoints », j'ai cru devoir ainsi confirmer et préciser, dans un cas particulier, la théorie de Maupas, la réalité d'une fusion des noyaux et par conséquent l'existence d'une véritable fécondation.

M. Dehorne étant revenu sur cette question, j'ai apporté dans une seconde Note, les preuves que cet auteur avait été trompé par une erreur d'interprétation.

Cette seconde Note est intitulée : *Sur la fécondation des Infusoires Ciliés (Comptes rendus, 12 juin 1911, p. 1703-1705).*

SEXUALITÉ GÉNÉRALE.

L'étude des phénomènes sexuels chez les Champignons et chez les Algues, m'a conduit à rechercher l'origine de cette fonction et à établir son influence dans l'évolution des végétaux et des animaux.

La théorie générale que j'ai été amené à proposer repose sur des faits bien établis et sur des observations reconnues exactes : elle a modifié du tout au tout les conceptions anciennes d'Hertwig, de Weismann, de Van Beneden sur la cause même de la sexualité ; je ne puis en donner ici, on le conçoit, qu'un rapide aperçu, suffisant cependant pour donner une idée de son importance,

Le soin avec lequel la cellule répartit ses chromomères et sa chromatine nucléaire à ses descendants montre que toute théorie de la reproduction sexuelle doit tenir un grand compte du noyau et de la façon dont il se comporte dans la fécondation,

L'importance de la fusion des noyaux sexuels n'a pas échappé à la plupart des auteurs qui se sont occupés des questions de fécondation (¹).

C'est en 1855 dans un Mémoire sur l'*Œdogonium*, que Pringsheim caractérisa l'acte sexuel ; ses conclusions étaient les suivantes :

1° Dans l'acte de la génération, il y a réellement mélange de la substance propre du spermatozoïde avec celle du globule encore nu renfermé dans l'organe femelle.

2° La première cellule du nouvel organisme ou de la nouvelle plante ne préexiste point toute formée dans l'organe femelle ; elle est le résultat de la fécondation.

3° Les spermatozoïdes ne forment point une partie morphologiquement déterminée de la nouvelle cellule, son *nucleus* par exemple ; ils se dissolvent, perdent toute forme appréciable et n'agissent par conséquent que par leur substance propre.

4° Un seul spermatozoïde suffit à l'accomplissement de l'acte sexuel.

(¹) Ouvrages généraux à consulter : WILSON : *The Cell in development and inheritance* ; Y. DELAGE : *La structure du Protoplasma et les Théories sur l'hérédité* ; HENNEGUY : *Leçons sur la cellule* ; O. HERTWIG : *Allgemeine Biologie*, 3^e édition, Iéna, 1909.

Le Mémoire de Pringsheim permettait, dès 1855, de dire que la fécondation consiste dans le mélange de deux cellules, l'une mâle, l'autre femelle ⁽¹⁾.

On attribue, en général, à Hertwig le mérite d'avoir reconnu en 1875 ⁽²⁾ la fusion qui se produit dans l'œuf entre les deux noyaux des gamètes ; cependant Hermann Fol pouvait écrire en 1877 : « Hertwig n'a pas observé la pénétration du zoosperme dans le vitellus. Il conclut à l'existence de cette pénétration pour divers motifs qui ne me paraissent pas tous également justes. Mais sa conclusion est parfaitement exacte : j'ai observé nombre de fois ce processus qui avait échappé aux recherches d'Hertwig, et je puis en conséquence fournir la preuve directe qui manquait encore, de l'origine de ce qu'il appelle le noyau spermatique ⁽³⁾. »

A partir de ce moment, la fusion des deux noyaux sexuels fut considéré, en général, comme le phénomène le plus important et le plus caractéristique de la fécondation : on s'efforça de démontrer son existence dans tous les cas de reproduction sexuelle, soit chez les animaux, soit chez les végétaux ; à cette étude sont plus particulièrement attachés les noms d'Hertwig, de Fol, de Boveri, de Carnoy pour les animaux et ceux de Strasburger et de Guignard en ce qui concerne les végétaux ; j'ai moi-même utilisé ce caractère dans la recherche des phénomènes sexuels chez les Champignons supérieurs et les Algues.

En 1883, les travaux de Van Beneden ⁽⁴⁾ marquent une nouvelle phase qui sera fertile en résultats : ce savant établit d'abord que l'inégalité entre les deux éléments sexuels n'est qu'apparente : *le noyau mâle et le noyau femelle possèdent le même nombre de chromosomes* ; les noyaux provenant du noyau double de fécondation, reçoivent donc une égale quantité de chromatine paternelle et maternelle ; c'est à partir de cette constatation dont l'exactitude fut vérifiée par différents savants, dans un grand nombre d'exemples, qu'on songea à considérer les chromosomes comme les porteurs des qualités héréditaires ; cette théorie, formulée presque en même temps par des savants comme Hertwig, Strasburger, Kolliker et Weismann ne pouvait manquer d'être accueillie avec faveur.

Mais Van Beneden avait fait une autre constatation : il avait observé que dans

(1) PRINGSHEIM, *Ueber die Befruchtung der Algen* (Monatst. der Berl., Akad., 1885).

(2) O. HERTWIG, *Beitrag zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies* (Morphol. Jahrb. ; Bd I, III, IV, 1875, 1877, 1878).

(3) H. FOL, *Sur le commencement de l'hénogénie* (Arch. sc. phy. et nat., vol. LXXX, p. 455-456, Genève, 1877).

(4) VAN BENEDEN, *Recherches sur la naturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Archives de Biologie, vol. IV, 1883).

l'Ascaris, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié moindre que celui des noyaux végétatifs ; il en conclut que, dans la reproduction sexuelle, les noyaux en présence sont des demi-noyaux : comme conséquence, les gamètes étaient *des éléments incomplets*.

Cette admirable découverte a donné une impulsion extraordinaire aux recherches concernant les phénomènes reproducteurs ; il a fallu essayer de généraliser cette constitution des noyaux sexuels, déterminer le moment où se produit, dans la vie de l'être, la réduction du nombre des chromosomes, chercher la façon dont se fait cette réduction chromatique.

La théorie des demi-noyaux ou des gamètes considérés comme éléments incomplets a été la seule invoquée jusque dans ces dernières années pour expliquer l'origine et l'existence de la sexualité ; celle-ci n'avait d'autre raison d'être que de restituer au nouvel organisme sa structure normale, que de rendre au noyau son nombre spécifique de chromosomes : *la fécondation se présentait ainsi comme une conséquence directe et nécessaire de la réduction chromatique*.

En réalité, on reculait la difficulté sans la résoudre, car il aurait été nécessaire de remonter aux causes qui déterminent lors de la formation des gamètes une diminution de moitié dans le nombre des chromosomes : cette théorie ne pouvait d'ailleurs fournir aucune explication plausible de la parthénogenèse.

Toutes ces objections m'avaient frappé profondément lorsque, en 1899, je constatai au cours de recherches sur les Chlamydomonadinées, que le nombre des chromosomes se maintenait constant chez les cellules végétatives de ces êtres et chez leurs gamètes ⁽¹⁾ ; il en résultait, contrairement à l'opinion de Van Beneden, adoptée par la grande majorité des naturalistes, que les *noyaux qui copulent sont des noyaux ordinaires à n chromosomes, alors que le noyau sexuel de l'œuf est un noyau double à 2 n chromosomes*.

Je pouvais alors expliquer les divers cas qui pouvaient se présenter : *si la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf, tout le développement de l'espèce se fait, comme chez le Chlorogonium, avec le même nombre de chromosomes qui est le nombre primitif : si la réduction chromatique est retardée, si le noyau double sexuel se transmet dans les cellules qui proviennent de la segmentation de l'œuf, il se produit un état secondaire dû à la sexualité ; l'organisme possède des noyaux doubles ; au moment de la réduction chromatique, ce sont ces noyaux qui reviennent à la structure primaire, ancestrale ; les noyaux des gamètes*

(1) P.-A. DANGEARD, *Mémoire sur les Chlamydomonadinées et Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, VI^e série).

ne sont pas des demi-noyaux ; ce sont des noyaux ordinaires, et le noyau qui provient de leur fusion est un noyau double.

Cette nouvelle conception de la sexualité va permettre de se rendre compte de l'origine de la fonction, de reconnaître les causes qui ont provoqué son apparition, de constater son influence prépondérante dans la détermination des cycles si variés du développement chez les êtres vivants ; les phénomènes de parthénogenèse reçoivent leur explication naturelle et la réduction chromatique s'explique simplement par l'impossibilité d'un doublement des chromosomes à chaque génération.

Pour qu'une autre théorie puisse être opposée à celle-ci, il faudrait qu'elle puisse répondre avec le même succès à toutes ces questions ; ce n'est certainement pas le cas de la théorie des demi-noyaux ou des gamètes considérés comme éléments incomplets. La théorie du dualisme des noyaux, mise en avant par Schaudinn, soutenue et développée par Hartmann et son école, ne me paraît pas devoir être assurée d'un meilleur avenir, car, ainsi que je l'ai montré ailleurs, elle repose sur une idée inexacte de la structure cellulaire.

Pour établir l'évolution de la sexualité on doit choisir la direction qui conduit aux Métaphytes et aux Métazoaires ; or, incontestablement, cette direction est celle qui, partant des Amibes à télécomitose, nous mène aux Flagellés à simple bipartition comme les *Monas*, et de là aux Flagellés à sporanges, comme le *Polytoma uvella*.

L'apparition du sporange dérive évidemment de la simple bipartition (*fig. 3*) ; la cellule mère, au lieu de s'arrêter à la première division, continue à se bipartitionner jusqu'à la deuxième ou troisième division, si bien qu'elle donne naissance à 3, 8, 16 nouvelles cellules.

Cette simple transformation change singulièrement les conditions de la nutrition ; chez une *Monadinée*, une période de nutrition est intercalée entre chaque bipartition ; dans un *Polytoma*, cette même période doit suffire à la formation non plus de deux individus, mais d'un plus grand nombre, deux, quatre, huit ou seize (*fig. 3*) (¹).

L'apparition du sporange dans la reproduction favorise la multiplication de l'espèce, mais elle introduit, par une sorte de choc en retour, une infériorité manifeste en ce qui concerne la fonction de nutrition. En admettant que l'équi-

(¹) Cette condition s'est trouvée parfois réalisée dans des espèces se multipliant par simple bipartition : elles montrent des épidémies de division, c'est-à-dire qu'elles se divisent, sans période de nutrition intercalaire ; le résultat est le même, et l'on observe alors soit des phénomènes d'autophagie, soit une conjugaison.

libre nutritif soit réalisé avec un sporange à quatre spores (*fig. 3, II*), il ne le sera plus si une ou deux divisions supplémentaires se produisent (*fig. 3, III*); les spores, trop nombreuses, n'auront pas reçu de la cellule mère l'énergie suffisante pour continuer le développement.

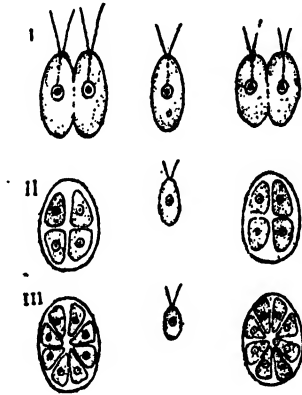


Fig. 3. — La bipartition du corps est remplacée par un sporange donnant des zoospores.

C'est alors qu'intervient avec succès l'*autophagie*; ces spores affamées s'unissent par deux, et en fusionnant leurs noyaux elles neutralisent l'effet de la dernière bipartition et retrouvent leur énergie (*fig. 4*).

La fonction sexuelle est née avec tous ses caractères essentiels; ceux-ci se conserveront maintenant chez toutes les plantes et chez tous les animaux, avec des modifications le plus souvent insignifiantes,

Le développement d'un organisme comprend, après la naissance de cette fonction, une reproduction asexuelle avec spores ordinaires et une reproduction sexuelle avec *spores affamées*; celles-ci copulent par deux pour former l'*œuf*; ces spores affamées ont reçu le nom de *gamètes* et le sporange dont elles proviennent est un *gamétange*.

La définition de la sexualité, qui a donné et donne encore lieu à tant de controverses, devient d'une grande simplicité : la reproduction sexuelle est une reproduction asexuelle suivie d'*autophagie*.

Cette définition renferme l'origine même de la fonction; par la reproduction asexuelle avec *sporanges*, nous remontons à la simple bipartition du corps; par l'*autophagie*, nous nous reportons à une propriété primitive des *protoplasmas*.

La fusion des noyaux seule représente une acquisition nouvelle, semble-t-il,

puisque, dans les plasmodes provenant de l'autophagie primitive, les éléments nucléaires restent indépendants; on verra plus loin l'importance qu'à prise en évolution cette fusion nucléaire d'apparence banale à ses débuts; cette importance sera d'autant mieux comprise que l'on connaît le luxe de précautions utilisé dans la téléomitose, afin d'amener dans la division une égale répartition des chromomères et des chromosomes.

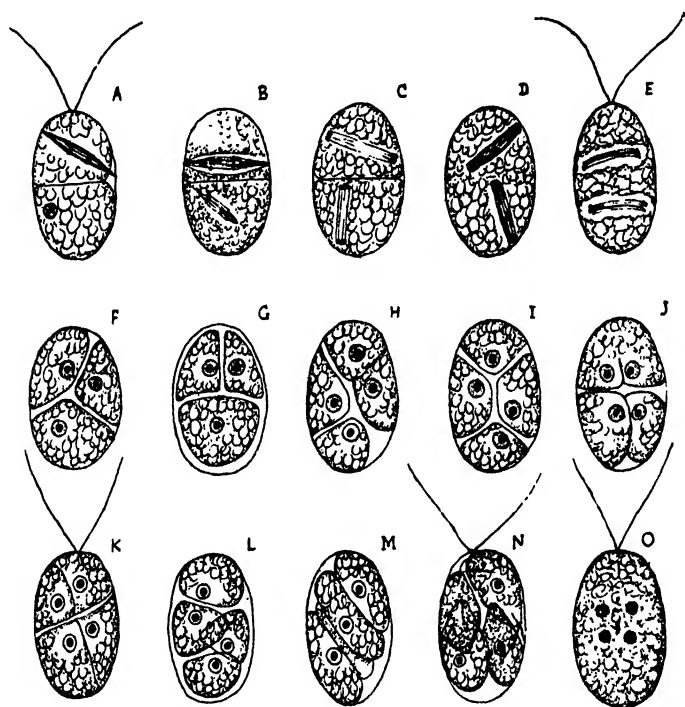


Fig. 4. — La sporulation chez le *Polytoma uvella*.

L'un des premiers résultats de la sexualité est d'allonger le cycle du développement de l'espèce.

Je désigne l'individu végétatif qui se transforme en sporange ou le produit, sous le nom de *sporophyte* s'il s'agit d'une plante, de *sporozoïde* s'il s'agit d'un animal.

Je désigne l'individu végétatif qui se transforme en gamétange ou le produit, sous le nom de *gamétophyte* s'il s'agit d'une plante, de *gamétozoïde* s'il s'agit d'un animal.

Il y a intérêt à distinguer le sporange qui provient de la germination de l'œuf sous le nom de *sporogone*.

On a alors les deux formules générales suivantes pour le développement d'un être, selon qu'on a affaire à un animal ou à une plante :

1° Sporophyte + Gamétophyte + œuf + Sporogone;

2° Spérozoïde + Gamétozoïde + œuf + Sporogone.

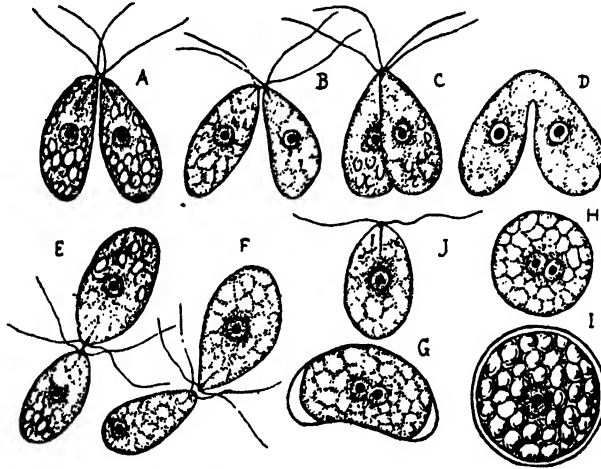


Fig. 5. — La conjugaison des gamètes chez le *Polytoma uvella*.

Pour comprendre les modifications qui se sont produites du fait de la sexualité dans le développement des êtres, il faut maintenant envisager l'influence de la *fusion nucléaire*, qui se produit lors de l'union des deux gamètes en un œuf.

Cet œuf possède un noyau double, il renferme *deux cordons chromatiques* : si n est le nombre de chromosomes de l'espèce, l'œuf possédera $2n$ chromosomes.

Lorsque l'œuf va se diviser pour la germination, il peut se faire que les deux cordons chromatiques contenant chacun n chromosomes se séparent simplement sans se dédoubler; les nouvelles cellules ne reçoivent alors que n chromosomes et *elles ne se distinguent par rien d'essentiel des cellules ordinaires*.

Si, au contraire, le noyau sexuel transmet son noyau double aux cellules provenant de la germination de l'œuf, ces cellules, possédant chacune un noyau à double spirème, se trouvent dans des conditions spéciales, dans un

état secondaire créé par la sexualité ; on ne sera pas surpris que dans ces conditions leurs propriétés et leur rôle diffèrent sensiblement de ce que nous trouvons dans la cellule ordinaire à n chromosomes ; les appareils auxquels ces cellules à noyau double donneront naissance seront eux-mêmes dans un *état secondaire dû à la sexualité*.

D'autres conséquences découlent de cette organisation ; si ces végétations secondaires donnent à leur tour des gamètes, ces éléments auront $2n$ chromosomes et l'œuf en possèdera $4n$; le noyau de l'œuf arriverait ainsi à doubler le nombre de ses chromosomes à chaque génération.

Cet inconvénient a été évité de la façon suivante : à un moment donné, qui correspond à la sporulation, les appareils à $2n$ chromosomes donnent des cellules à n chromosomes, sans doute par séparation des deux spirèmes au moment de la division ; ces spores, en retrouvant la structure primitive de leur noyau, *ont repris leurs propriétés ordinaires et les végétations qu'elles donneront posséderont elles-mêmes le caractère primitif*.

Le phénomène qui ramène le noyau de la structure double à la structure simple est désigné sous le nom de *réduction chromatique*.

D'après ce qui précède, cette réduction chromatique a lieu soit immédiatement au moment de la germination, soit plus tard ; dans ce dernier cas, *le retard dans la réduction chromatique a pour résultat de créer un état secondaire des cellules et des appareils*, chose qui n'existe pas dans le premier cas.

On a vu précédemment que la formule générale du développement était devenue par suite de la sexualité :

Sporophyte + Gamétophyte + œuf + Sporogonè.

La réduction chromatique pouvant se faire à la sporulation soit du sporogone, soit du sporophyte, soit du gamétophyte, il en résulte que, dans le développement, on a des sporogones secondaires, des sporophytes secondaires, et même des gamétophytes secondaires, *selon le retard plus ou moins grand de cette réduction chromatique*.

J'ai insisté sur les diverses combinaisons qui peuvent se présenter et sur celles qui ont été réalisées dans la nature ; on comprendra à *quelles erreurs ces états secondaires créés par la sexualité ont donné naissance*.

Une des plus belles découvertes dans le domaine de la reproduction sexuelle est sans contredit celle que réalisa, en 1883 Van Beneden, lorsqu'il démontra que, dans l'*Ascaris*, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié moindre que celui des noyaux végétatifs ; il en conclut naturellement

que les noyaux sexuels en présence sont des *demi-noyaux*; si le *pronucleus* femelle n'est pas l'équivalent d'un noyau ordinaire, il est clair, disait ce savant que le globe vitellin pourvu de son *pronucleus* n'est pas une cellule; les gamètes seraient des éléments incomplets.

Cette observation a donné une impulsion extraordinaire aux recherches concernant les phénomènes reproducteurs; elle a été cependant le point de départ d'une conception fautive de la reproduction sexuelle; on a cherché *la raison d'être de la sexualité* dans *cette structure incomplète des gamètes* et l'on n'a pas vu que la réduction chromatique n'était *qu'une conséquence de la sexualité*, au lieu d'en être le *facteur déterminant*.

La nouvelle théorie de la sexualité dont je viens d'esquisser le principe, a permis de donner une explication rationnelle des phénomènes si curieux de parthénogenèse expérimentale mis en évidence par les belles expériences de Delage, de Loeb, de Bataillon, etc., elle montre comment l'hétérogamie a pris naissance au cours de l'évolution et ses relations étroites avec l'isogamie : elle rend compte des divers cycles de développement qui se rencontrent chez les Algues, les Champignons, les Muscinées, les plantes supérieures, et aussi de l'alternance telle qu'elle existe chez les Protozoaires et les animaux supérieurs.

On trouve là, pour la première fois, un ensemble de faits concordants qui méritent de fixer l'attention des biologistes et aussi des philosophes.

CHAPITRE III.

PATHOLOGIE GÉNÉRALE.

L'arboriculture m'a toujours vivement intéressé; j'ai créé, dans une propriété située dans la Sarthe, des vergers d'étude qui comprennent à l'heure actuelle plus de 600 pommiers et poiriers; les plus âgés ont une vingtaine d'années.

J'ai essayé sur ces arbres les greffes des variétés cultivées dans la Sarthe et aussi la plupart de celles qui sont recommandées dans des publications spéciales.

Ces greffes ont été faites, les unes dans l'année même qui suivait la mise en place, les autres après deux ou trois années de plantation, de façon à pouvoir comparer les réussites.

Les plantations ont été effectuées dans des terrains très différents par leur nature et le degré d'humidité qu'ils contiennent.

Le moment n'est pas encore venu de donner des conclusions d'ensemble : un résultat important a cependant déjà été obtenu; les cultivateurs, mes voisins, se sont empressés de greffer, parmi les nombreuses variétés de pommiers à cidre que je possède, celles qui leur semblait convenir le mieux à la région.

Ces expériences m'ont conduit à écrire un petit ouvrage sur les maladies du pommier et du poirier, car il n'en existait pas, sur ce sujet, il y a une vingtaine d'années.

J'ai été aussi amené à collaborer à la revue *Le Cidre et le Poiré* dans laquelle j'ai écrit un certain nombre d'articles de vulgarisation.

Les maladies du Pommier et du Poirier.

ANALYSE DE M. LE PROFESSEUR PRILLIEUX.

L'auteur s'est proposé de présenter dans un petit *Traité* pouvant être aisément consulté par les horticulteurs et les agriculteurs, la description des principales altéra-

tions du Pommier et du Poirier, surtout de celles qui sont causées par des parasites, soit végétaux, soit animaux, et de donner des indications, tant sur la nature des parasites que sur les moyens d'en arrêter ou d'en limiter les ravages.

Après avoir indiqué, dans un premier Chapitre, quelles sont les substances qui peuvent être employées comme insecticides ou comme fungicides, il expose successivement les altérations des tiges, des feuilles, des fruits et des racines.

CHAPITRE II. — Altération de la tige et des rameaux.

1° Sous le nom de *chancre cancéreux*, M. Dangeard désigne le chancre que produit le *Nectria ditissima* dont il donne la description. Il mentionne aussi, sur ces chancres, la présence d'un *Tubercularia* et de l'*Apiosporium Mali*.

2° Il nomme *chancre noduleux* les tumeurs produites par le Puceron lanigère, mais il attribue à un Champignon qu'il a observé sur ces sortes de tumeurs un rôle dans la destruction des tissus. Il décrit diverses formes de fructifications : de petites broussailles noires, des sphères rouges couvertes de conidies falciformes et enfin des pycnides contenant des spores globuleuses et unicellulaires, ou elliptiques, et séparées en deux par une cloison transversale, mais il ne les rapporte pas à des espèces déterminées ; il paraît plutôt les considérer comme des formes diverses de fructifications d'un même champignon.}

3° Le *chancre papilleux* est une altération qui n'est pas due à un parasite ; il se produit sur le tronc et les branches du Pommier dans les endroits humides. On voit sortir de l'écorce des corps saillants serrés les uns contre les autres, que M. Dangeard décrit comme des racines adventives. Il fait une étude spéciale de l'anatomie des places de la tige sur lesquelles naissent ces productions. Ces sortes de chancres sont du reste fort rares.

4° Le chancre ordinaire est l'altération que produit le *Fusicladium pirinum* sur le bois du Poirier. L'écorce se crevasse et s'exfolie et, dans ses fentes, on observe un stroma couvert des fructifications du *Fusicladium*. L'auteur a cherché à cultiver le mycelium de ce Champignon ; il a vu se produire de grosses cellules renflées qu'il considère comme des kystes.

5° Sous le nom de *gélivure du Pommier*, il décrit l'altération des rameaux qui est attribuée au gel et que M. Sorauer a décrite sous le nom de *Frostschorf*.

6° La *pourriture du bois* est causée par le développement d'un polypore que M. Dangeard rapporte au *Polyporus sulfureus*. Il indique aussi comme cause d'une altération analogue du bois du Pommier, l'*Hydnum schiedermayri* qu'a signalé M. de Thümen.

CHAPITRE III. — Altérations des feuilles.

1° La *fumagine des feuilles*. — M. Dangeard désigne sous ce nom le *Fusicladium dendriticum* et le *Fusicladium pirinum*. Il décrit des spermogonies globuleuses comme appartenant au *Fusicladium dendriticum*. En cultivant ce Champignon, il a obtenu des filaments renflés en kystes qu'il regarde comme destinés à assurer la vie du parasite pendant l'hiver, ainsi que des fructifications rameuses portant de nombreuses conidies qu'il considère aussi comme des formes du *Fusicladium*.

2° La rouille des feuilles du Poirier est due au *Ræstelia cancellata* correspondant au *Gymnosporangium sabinae* du Genévrier sabine.

3° La gale des feuilles. — L'auteur signale sous ce nom ce que les jardiniers nomment la cloque du Poirier, l'altération produite par un acarien vermiforme, le phytopte du Poirier.

4° La marbrure des feuilles est due à un autre acarien de couleur rouge, le *Tenui-alpus glaber* qui se voit à la surface des feuilles et des rameaux.

5° L'érineum des feuilles du Pommier est causé par un phytopte.

6° L'oidium du Pommier a été rapporté à des espèces fort diverses d'Erysiphées : *Podosphæra oxyacanthæ*, *Sphærotheca castagnei*, *Phylactinia suffulta*, etc. L'auteur n'a pu observer que la forme *oidium* et laisse indécise la question de la détermination de la forme parfaite à laquelle il convient de le rapporter.

7° La chlorose des arbres à fruits est attribuée à différentes causes.

M. Dangeard pense qu'elle est le plus souvent due à l'absence du fer dans le sol.

CHAPITRE IV. — *Altérations du fruit.* — Sous le nom de chancre des pommes et des poires, l'auteur désigne les altérations produites sur les pommes par le *Fusicladium dendriticum*, sur les poires par le *F. pirinum*.

Sous le nom de pourriture des fruits, il décrit la désorganisation des fruits que cause le *Monilia fructigena*.

CHAPITRE V. — *Altération des racines.* — L'auteur désigne sous le nom de Pourridié la pourriture des racines que produit l'*Agaricus melleus*.

Sous celui de fermentation alcoolique des racines, il rapporte l'observation faite par M. Van Tieghem, sur des Pommiers morts dans un terrain imprégné d'eau et où l'air ne pénétrait pas. L'alcool produit dans ces conditions par la fermentation intra-moléculaire serait la cause de la mort des arbres.

Enfin, dans un dernier Chapitre, M. Dangeard traite de deux insectes du Pommier : l'Anthonome et la Chematobie. Il pense que les traitements par des substances ammoniacales, qui sont employées avec succès comme insecticides en Amérique, devraient être tentées contre ces ennemis du Pommier.

ED. PRILLIEUX

Note sur le *Cladosporium* du Pommier.

Le Botaniste, 4^e série, août 1895, p. 190-195.

Le *Cladosporium herbarum* a été très bien étudié récemment par Edouard Janczewski sur les graminées⁽¹⁾; une forme à développement très voisin se rencontre, on le sait, sur le Pommier.

(1) Edouard JANCZEWSKI, *Recherches sur le Cladosporium herbarum et ses compagnons habituels sur les céréales* (*Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie*, juin 1894).

Voici dans quelles conditions j'ai été conduit à étudier ce champignon.

M. Loret, instituteur au Sap, avait remarqué dans l'Orne et dans l'Eure une maladie du pommier qui occasionnait des dégâts très sensibles.

Le parasite s'attaque aux feuilles qui se dessèchent sur les bords, se recroquevillent et finissent par être complètement envahies : on trouve aussi çà et là sur le limbe quelques taches desquelles rayonnent des lignes brunâtres. Les feuilles prennent une teinte gris cendré tout à fait caractéristique ; elles meurent et se détachent de l'arbre ; si on les froisse, elles se réduisent en poussière.

C'est vers le mois de juin que l'altération commence à se manifester ; au mois d'août et de septembre, les pommiers atteints paraissent à moitié morts.

Les ravages sont très sensibles dans les pépinières sur les jeunes arbres, qu'ils soient greffés ou non. M. Loret a observé, dans l'Eure, un certain nombre de ces pépinières qui avaient subi du fait de cette maladie une dépréciation considérable. Les arbres

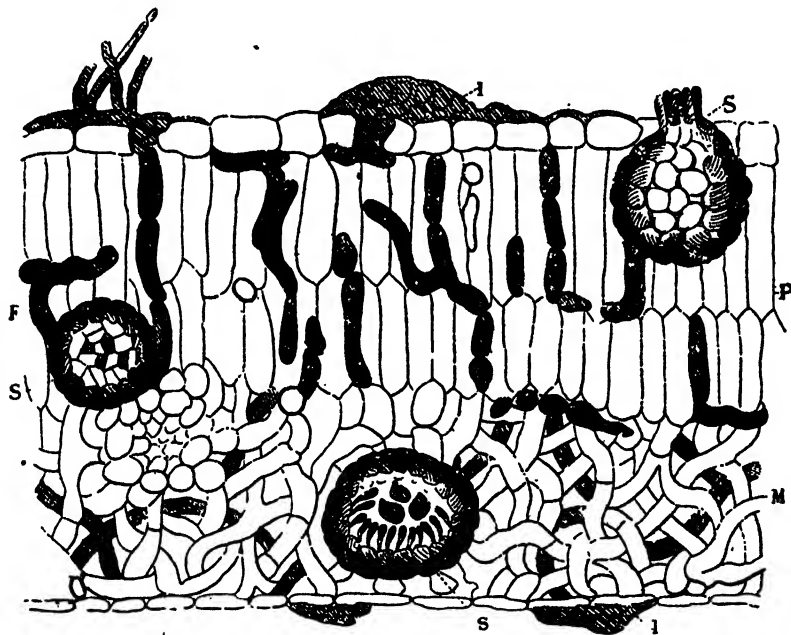


Fig. 6.

adultes ne résistent pas mieux que les sauvageons aux attaques du parasite ; en plusieurs endroits, ils sont envahis et épuisés ; les pommes restent petites et ne se développent plus, passé le mois d'août.

On avait pensé que cette maladie était due à l'*Asteroma mali* Desmazières.

M. Loret m'ayant obligeamment communiqué un lot de feuilles malades, afin d'avoir mon avis, j'ai été très surpris de n'y rencontrer que le *Cladosporium* ; peut-être n'est-il pas inutile de signaler les divers états sous lesquels il se présentait.

Le parasite se développe non seulement sur la feuille, mais aussi à son intérieur dans le parenchyme en palissade P et le mésophylle sous-jacent M; c'est ce que montre bien une section transversale d'une feuille malade (fig. 1).

La pathologie des organismes inférieurs devait naturellement solliciter mon attention : une foule de maladies diverses ont été étudiées dans mes diverses publications; je me bornerai à en citer quelques-unes.

Mémoire sur quelques maladies des Algues et des Animaux.

Le Botaniste, 2^e série, 1891, p. 231-268, avec planches.

Lorsqu'on étudie un être vivant pendant longtemps et dans diverses conditions, on constate qu'il a de nombreux ennemis, de nature souvent fort différente, qui viennent limiter son développement naturel; ces ennemis sont eux-mêmes attaqués à leur tour et c'est ainsi que s'établit chez les organismes supérieurs, comme chez les infiniment petits, une lutte générale qui maintient l'équilibre sans doute, mais qui aussi, dans des cas spéciaux, tend à la destruction même des espèces.

L'homme a songé à tirer parti de cet état de choses et à utiliser pour la destruction des espèces qui lui nuisent, l'action de leurs parasites. De tous côtés, on s'engage avec ardeur dans cette voie : aujourd'hui, c'est le ver blanc auquel on inocule un champignon; on parle déjà d'un traitement analogue pour les sauterelles d'Algérie. Qui sait même si l'on ne trouvera pas quelque jour un Protozoaire quelconque grand amateur et destructeur de microbes? Ces derniers seraient bien privilégiés dans la nature s'ils restaient en dehors des lois générales.

S'il est vrai que cette voie puisse être féconde en résultats, on doit chercher à connaître, à scruter, dans tous leurs détails, les mœurs, les habitudes des Protozoaires et des Protophytes. J'ai étudié, dans ce Mémoire, quelques-uns des faits de cet ordre rencontrés au cours de mes excursions dans le monde des êtres microscopiques : il est divisé en trois Chapitres.

Le premier Chapitre traite de parasites qui ont été observés sur des algues marines au Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer, où j'ai été accueilli, avec une grande bienveillance, par M. le D^r Joyeux-Laffuie.

Le second Chapitre, le plus important, est consacré à l'étude de maladies épidémiques qui se sont développées dans nos cultures d'algues d'eau douce : il y a là des Rhizopodes, des Flagellés, des Champignons, des Bactériacées.

Le troisième Chapitre traite de maladies observées sur des animaux.

Plusieurs genres nouveaux sont décrits :

1^o Le genre *Endomonadina* peut être ainsi caractérisé :

Monadine vivant à l'intérieur des cellules; protoplasma s'incorporant le contenu de la cellule; résidus de la digestion expulsés au dehors avant la formation du sporange. Sporange entouré de mucus à stries concentriques; il est sphérique ou elliptique ayant une taille de 3^µ à 4^µ, et forme une dizaine de zoospores.

Caractères distinctifs : Se place dans les Monadinées zoosporées dont il est un des représentants les plus petits.

2° Le nouveau genre *Anilea Closterii* est également remarquable; il a été rencontré sur des Clostéries.

Puis ce sont des espèces nouvelles dont une dans le genre *Minutularia* créé précédemment.

Ce genre *Minutularia* comprend maintenant deux espèces :

1° *Minutularia destruens* Dangeard. — *Chytridium destruens* Nowakowski. Espèce parasite à l'intérieur des cellules du *Chaetonea irregulare*, qu'elle finit par obstruer complètement, nutrition endogène; sporange 15 μ ; zoospores à un cil 2 μ ; produit une déformation de la cellule de l'Algue.

2° *Minutularia elliptica* sp. nov. Espèce parasite d'une algue indéterminée, probablement une conjugée; un ou plusieurs sporanges dans chaque cellule; nutrition endogène; sporange 10 μ ; zoospores à un cil 1 μ .

Ne produit aucune déformation de la cellule de l'Algue.

La place du genre *Minutularia* se trouve dans les Monadinées zoosporées, à côté du genre précédent *Endomonadina*.

Une autre espèce intéressante vit tantôt sous la forme d'un Flagellé, tantôt sous celle d'un Rhizopode; elle se multiplie sous ces deux aspects : c'est le *Ciliophrys marina*.

Le Rhizophagus populinus.

Le Botaniste, 7 $^{\circ}$ série, p. 285-287, avec 2 planches.

J'ai décrit, dans la 5 $^{\circ}$ série du *Botaniste*, une maladie des peupliers que l'administration des Forêts avait signalée à mon attention, en me priant d'en faire l'étude.

Il résultait de mes premières constatations que cette maladie était due à un champignon de la famille des Chytridinées; ce parasite attaque les jeunes radicelles, entrave leur nutrition et amène leur destruction.

J'ai complété dans cette dernière Note les renseignements possédés sur ce parasite.

Des formations semblables ont été décrites depuis chez diverses plantes : leur étude mérite d'être faite à nouveau.

Note sur une nouvelle espèce de Chytridinée.

Le Botaniste, 5 $^{\circ}$ série, p. 21-26.

L'intérêt offert par cette espèce ne réside pas tant en ce qu'elle est nouvelle, que dans le fait que son association avec les filaments d'un *Pythium* pourrait faire croire à un organisme autonome; bien que familiarisé depuis longtemps déjà avec les diverses formes de Chytridinées, j'ai cru pendant quelque temps avoir affaire à une espèce voisine des *Monoblepharis*.

Elle a été recueillie à Poitiers même, dans un ruisseau qui s'écoule dans le Clain,

tout près d'un lavoir très fréquenté : on sait que ce voisinage des lavoirs est très favorable au développement du *Leptomitius lacteus* : en récoltant la mousse blanche qui recouvrait abondamment les pierres du ruisseau, je pensais avoir affaire à ce dernier.

Ce n'est qu'en suivant le développement direct des zoospores en nouveaux sporanges qu'on peut arriver à distinguer le parasitisme chez cette espèce; l'idée première est que ce sont les filaments qui fournissent les sporanges; tout contribue à entretenir cette erreur : non seulement la membrane des sporanges paraît être la continuation de la membrane des tubes, mais, de plus, on voit le protoplasma de ces tubes mycéliens s'amasser peu à peu dans les sporanges qui grossissent.

En réalité, il s'agit d'une espèce de Chytridinée parasite du *Pythium* : je l'ai désignée sous le nom de *Chytridium simulans*.

Note sur un nouveau parasite des Amibes.

Le Botaniste, 7^e série, p. 85-87.

J'ai fait connaître, il y a quelque temps, un parasite de l'*Amæba verrucosa* Ehr.; il s'attaque exclusivement au noyau qui est de grande taille dans cette espèce; je lui ai donné le nom de *Nucleophaga*, destiné à rappeler son mode de vie si particulier : c'est une Chytridinée voisine du genre *Sphærita* Dang.

Aujourd'hui, je signale un autre parasite des Amibes; celui-ci, pour arriver au même résultat, possède une organisation et des moyens d'action bien différents de ceux du premier. C'est un champignon filamenteux aquatique; ses tubes peu ramifiés s'allongent dans le liquide, et lorsqu'ils arrivent au contact des Amibes, ils donnent naissance à de courts rameaux qui se dichotomisent à l'intérieur du cytoplasme de l'amibe.

Note sur le *Chytridium transversum*.

Le Botaniste, 7^e série, p. 281-284.

Cette espèce a été rencontrée sur le *Chlamydomonas pulvisculus* et sur le *Gonium pectorale* : elle est remarquable par l'aspect de son sporange qui, sphérique au début, devient ensuite plus large que haut et prend la forme d'un croissant; les papilles destinées à la sortie des zoospores sont placées à chaque extrémité du croissant. Les zoospores et les kystes de cette espèce n'ont jamais été rencontrés jusqu'ici; on n'a pas vu davantage le mycélium nourricier; c'est ce qui m'a engagé à compléter cette description.

J'ai obtenu cette Chytridinée en grande abondance dans des cultures de *Chlamydomonas Dilli* Dang.

L'étude histologique de cette Chytridinée semble ne laisser aucun doute sur la nature asexuelle des kystes, puisque ces derniers ne renferment qu'un noyau jusqu'à leur complet développement.

CHAPITRE IV.

ANATOMIE GÉNÉRALE.

Mon excellent maître, le doyen Morière n'avait pas eu la satisfaction de me voir choisir comme objet principal de mes recherches la Systématique qui avait toutes ses préférences et dans laquelle il possédait une grande compétence.

Sans s'en douter peut-être, il allait me fournir les moyens de faire utilement de l'anatomie végétale.

Mes fonctions de préparateur ne constituaient pas précisément une sinécure : à chaque cours du professeur, je devais préparer, à l'usage des élèves, une série de coupes se rapportant aux divers exemples, toujours très nombreux, cités dans les leçons. A cette gymnastique sévère, je ne manquai pas d'acquérir rapidement des notions assez précises, mais surtout étendues, concernant les diverses structures qui se rencontrent chez les plantes.

Beaucoup ignoraient ce labeur ingrat, mais fécond, qui avait précédé mes premières publications et plusieurs s'étonnèrent de me voir abandonner les théories classiques pour y substituer des idées personnelles sur la constitution de la tige, sur l'organisation de la jeune plantule, sur la nature du faisceau, etc. qui semblaient alors autant de paradoxes.

Ainsi qu'on l'a vu dans les pages qui précèdent, j'ai toujours groupé les faits que j'ai observés autour d'idées générales, dominées elles-mêmes par la conviction d'une évolution progressive des formes, des organes, des structures et des fonctions : c'est, pour moi, la seule façon intéressante de travailler. Mais elle m'a valu parfois, de la part même de mes amis, des critiques non dissimulées. Je persiste cependant à croire que c'est la méthode la plus sûre de faire des découvertes ou de les provoquer ; mais il est évident qu'elle a ses dangers et qu'elle ne vaut que par la manière dont elle est appliquée ; l'avenir se charge de dire en ce cas si l'hypothèse était juste et la théorie exacte.

Dans l'étude de la plante supérieure, possédant une tige, des feuilles, des racines, je me suis préoccupé de chercher ses origines et d'établir la filiation de ses différents organes.

L'opinion classique qui paraissait alors indiscutable attribuait la formation de la tige des Cormophytes à une différenciation du sporogone des Muscinées. Cette interprétation qui subsiste encore aujourd'hui dans quelques centres

d'enseignement et se retrouve dans tous les traités classiques provient d'une comparaison inexacte entre le groupe des Muscinées et celui des Cryptogames vasculaires. Comme ces plantes possèdent les unes et les autres des organes reproducteurs semblables, archégones et anthéridies, on supposait qu'elles étaient sur la même ligne d'évolution, alors qu'elles constituent en réalité deux rameaux divergents.

En plaçant ces végétaux sur la même ligne d'évolution, on se trouvait obligé d'attribuer au sporogone des mousses l'origine de la tige des Cryptogames, puisque ces deux organes proviennent l'un et l'autre de la germination de l'œuf placé sur le gamétophyte.

J'ai fait remarquer, à diverses reprises, dans mes publications, comment chez les Algues qui sont considérées par tous comme les ancêtres des Muscinées, l'œuf germe en donnant tantôt un appareil reproducteur sporangial ou sporogone, tantôt un appareil végétatif.

Les deux cas se présentent chez les Conjuguées par exemple : l'œuf des *Closterium* fournit un sporogone ; celui des *Spirogyra* donne un filament végétatif. Supposons que les *Closterium* et les *Spirogyra* soient le point de départ de deux rameaux importants : dans les deux, on rencontrera un mode de reproduction identique par zygospores ; mais dans le rameau issu des *Closterium*, l'œuf continuera à germer en donnant des sporogones plus ou moins différenciés, alors que dans le second rameau, celui des *Spirogyra*, l'œuf germera en un appareil végétatif susceptible lui aussi de perfectionnements variés.

On n'aura pas l'idée cependant de considérer cet appareil végétatif du rameau des *Spirogyra* comme tirant son origine du sporogone rencontré dans le rameau des *Closterium*.

C'est pourtant à une conclusion de ce genre qu'on arrivait *en considérant la tige des Cormophytes comme une modification du sporogone des Muscinées*.

Une erreur en entraîne d'autres à sa suite : si la tige provient d'une transformation du pédicelle d'un sporogone, les feuilles devront être considérées comme de simples appendices qui ont poussé sur ce pédicelle ; c'était là, en effet, l'opinion générale. L'origine de la racine elle-même n'était pas envisagée.

J'ai cherché tout d'abord à établir que la tige des Cormophytes résulte de la métamorphose d'un thalle.

On sait très bien, en effet, d'après les exemples fournis par les Algues que l'œuf, en germant, donne ordinairement un appareil végétatif qui ressemble à celui qui provient de la spore, autrement dit, les sporophytes et les gamétophytes ne présentent en général que peu de différences.

Or, le gamétophyte des Cryptogames vasculaires est bien connu : il est constitué par une lame verte de forme variable qui est un thalle ou prothalle : celui des Muscinées est d'ailleurs, chez beaucoup d'Hépatiques, représenté lui aussi par un thalle.

Il est donc tout-à-fait vraisemblable que le *sporophyte des Cryptogames vasculaires a eu pour origine un prothalle semblable à celui de ces mêmes plantes et rappelant également le thalle des Muscinées.*

On s'explique alors la naissance de la tige et de la feuille aux dépens de cette lame verte, de ce thalle. La nutrition chlorophyllienne exigeait un développement de plus en plus grand de la surface verte : *le thalle s'est lobé : les lobes sont devenus les feuilles : ces lobes sont restés concrescents entre eux et les parties concrescentes ont constitué la tige et les rameaux.*

J'ai indiqué l'origine de la feuille, de la tige et de la racine, pour la première fois en 1894, dans les termes suivants : (1)

« La feuille est une modification du thalle, ainsi que le poil absorbant : la tige provient des feuilles et la racine n'est qu'une tige adaptée à son rôle spécial : chaque organe nouveau, dans les idées d'évolution, ne pouvant être, au moins le plus souvent, que le résultat d'une modification d'organes existant précédemment. »

J'ai repris et développé ces idées en mars 1898 dans un Mémoire relatif à l'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante (2).

A cette dernière époque, le professeur Potonié (3) formulait de son côté une conception semblable en ce qui concerne l'origine de la tige et de la feuille aux dépens d'un thalle : il y arrivait en invoquant des raisons tirées de la paléontologie végétale ; pour lui, la racine était probablement due à une modification de la feuille.

Tansley, à propos de cette théorie, s'exprime dans les termes suivants : « L'énoncé moderne de cette hypothèse est due, sans doute, en premier lieu à Potonié : elle a été reprise et discutée par Hallier, tandis que Lignier, d'une façon probablement indépendante, a discuté sur cette base et d'une manière intéressante et ingénieuse les relations qui existent entre les Fougères, les Sphénophyllées et les Équisétacées (4). »

(1) P.-A. DANGEARD, *Notice bibliographique* (*Le Botaniste*, 4^e série, p. 102).

(2) P.-A. DANGEARD, *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (*Le Botaniste*, 6^e série, 26 mars 1898).

(3) H. POTONIÉ, *Die metamorphose der Pflanzen im Lichte paleontologischer Thatsachen*; Berlin, 1908. — *Die Herkunft des Blattes* (*Deut. Bot. Monat.*, 15, 1897).

(4) TANSLEY, *Lectures on the evolution of the Filicinean vascular System.*, p. 1-2; Cambridge, 1908,

La citation ci-dessus montre incontestablement que j'ai le premier donné la théorie de la métamorphose du thalle en plante feuillée et indiqué la phylogénie probable de chacun de ses organes, tige, feuille et racine.

En ce qui concerne l'origine de la racine, j'avais été mis sur la voie du problème en étudiant le rhizome des *Tmesipteris* qui sont des plantes ayant conservé un caractère primitif très marqué, ainsi d'ailleurs que les *Psilotum*, les *Selaginella* et les *Lycopodium* (1).

Les *Tmesipteris* n'ont pas de racines : l'absorption est effectuée chez ces plantes par la partie inférieure de la tige sur laquelle les feuilles disparaissent peu à peu et sont remplacées par des poils absorbants.

Je remarquai que la structure de la tige de ces plantes se modifiait avec la disparition des feuilles et prenait la structure alterne caractéristique de la racine.

On assistait donc ainsi chez ces plantes à la transformation de la partie inférieure de la tige en un rhizome ayant les caractères d'une racine.

Il est remarquable de constater que la racine, une fois apparue au cours de l'évolution, a conservé partout, même chez les plantes les plus élevées en organisation, ses caractères ancestraux.

La tige et les feuilles, par contre, ont subi dans leur forme et dans leur structure de nombreuses modifications.

Au moment de leur différenciation aux dépens du thalle, les lobes de celui-ci constituaient les feuilles, et les bases des lobes restées conrescentes formaient la tige.

L'appareil végétatif se composait donc d'unités, ou phytons, composées chacune d'une partie foliacée, la feuille, et d'une partie conrescente, le *rachis*. Dans chaque phyton s'organisait un appareil conducteur de la sève formé par des vaisseaux ligneux et des vaisseaux libériens; et tous ces appareils se mettaient en communication entre eux dans la tige.

Dès lors, la morphologie et l'anatomie végétales doivent se proposer un double but :

1° Étudier comment, dans une plante donnée, les phytons s'agencent et se disposent à partir de la germination de l'œuf; voir également dans quelle mesure leur forme et leur structure se compliquent avec l'âge de la plante et le niveau auquel ils sont placés.

2° Essayer de suivre de quelle façon, au cours de l'évolution, en passant des Cryptogames vasculaires aux Gymnospermes et aux Angiospermes, ce même

(1) P.-A. DANGEARD, *Le rhizome des Tmesipteris* (Comptes rendus Acad. Sc., 1888).

phyton s'est transformé pour donner lieu aux structures définitives des plantes supérieures.

Envisagée ainsi, l'anatomie végétale n'est plus la science ingrate qui consiste à faire dans une plante des sections minces et à noter simplement la position et le nombre des vaisseaux et la forme des cellules : elle devient l'égale de l'anatomie animale, aidée de l'embryogénie.

Ce sont les premiers phytons, ceux qui proviennent de la germination de l'œuf, qui ont conservé la disposition la plus simple et aussi la structure la moins complexe.

Ceci explique pourquoi, dans mes premières recherches sur la plantule (1888-1889), alors qu'il s'agissait cependant de Dicotylédones, j'ai reconnu cette constitution phytonnaire de la plante, entrevue par Gaudichaud autrefois et qui, à mon insu, avait été reprise par un savant italien Delpino (¹).

« L'organe foliaire, le phyton, disais-je à cette époque, constitue une individualité comprenant :

- » 1° Une partie caulinnaire ou rachis ;
- » 2° Une partie appendiculaire, le limbe de la feuille et son pétiole. Ce sont les rachis qui, par leur coalescence, constituent l'axe, la tige en un mot.
- » L'individualité des rachis se manifeste parfois extérieurement sur l'axe, grâce aux phénomènes dits de *décurrences foliaires* (*Larix*, *Cedrus*, *Araucaria*, *Lathyrus*, *Cirsium*, etc.).
- » L'étude des stolons et des rhizomes chez les Cryptogames vasculaires nous conduit à regarder les racines comme des axes qui, sous l'influence du milieu, ont perdu leurs feuilles ; ici, les phytons, en perdant leur partie appendiculaire, ont perdu également leur individualité.
- » Pour bien connaître l'organisation d'une plante, il faut étudier :
- » 1° Chacune des individualités foliaires ou phytons, leur développement et les différences qu'ils présentent entre eux selon leur rôle ;
- » 2° Les relations qui s'établissent entre eux ;
- » 3° Les modifications qui se produisent par suite du fonctionnement des zones génératrices ».

Ces idées sur la constitution phytonnaire de la plante avec la conception moderne qui s'y attache, ont été soutenues par Flot (1900), Bonnier (1900), Celakowski (1901), Decrock (1901), etc. (²).

(¹) DELPINO, *Theoria generale della fillotassia* (*Atti della reale Università di Genova*, vol IV, 1883).

(²) *Recherches de morphologie et d'anatomie végétales* (*Le Botaniste*, 1^{re} série, 1889, p. 175).

On a vu que la racine est un organe qui a conservé sa structure ancestrale, sans modification appréciable; la tige et les feuilles des Angiospermes ont subi, au contraire, de profondes modifications de structure; les faisceaux à bois centripète des Cryptogames vasculaires primitives ont été remplacés chez les Diploxylées par un faisceau à double bois, l'un centripète primitif, l'autre centrifuge et de nouvelle formation; ces faisceaux ont fait place ensuite au faisceau à structure opposée des Angiospermes et de bon nombre de Gymnospermes; il en résulte cette conclusion extrêmement importante :

Dans la jeune plantule des Angiospermes et des Gymnospermes, la *structure alterne de la racine est primitive*; la *structure opposée* dans l'axe hypocotylé et les cotylédons *est d'origine récente*.

Il ne peut donc être question, dans la plantule, d'une transformation et d'un passage d'un organe en un autre, d'une simple rotation de 180° d'un faisceau à structure centripète de racine passant ainsi, dans l'axe hypocotylé, à la disposition centrifuge.

Cette opinion est pourtant celle qui a prévalu jusque dans ces dernières années, à cause de la notoriété de ceux qui l'enseignaient.

Dès 1888, j'avais montré cependant, dans une Note à l'Académie des Sciences (1), suivie, en 1889, d'un Mémoire spécial que le « prétendu passage de la tige à la racine » devait être interprété comme un simple raccord entre deux organes de nature différente; le titre même du Mémoire, *Mode d'union de la tige et de la racine*, était suffisamment explicite; mes conclusions principales étaient les suivantes :

1° La disposition du système conducteur des cotylédons influe sur le nombre des faisceaux de la racine : au mode de nervation penninerve des cotylédons, correspond la disposition binaire des faisceaux de la racine; au mode de nervation palminerve, correspond le nombre 4 des faisceaux à la racine.

2° La tigelle possède des faisceaux cotylédonaire et des faisceaux foliaires; son étude est ainsi ramenée à celle d'un entre-nœud quelconque.

3° L'insertion des faisceaux de la racine se fait sur les faisceaux cotylédonaire, et de telle façon que, dans la presque totalité des cas, le plan médian vertical des cotylédons passe par un faisceau ligneux de racine.

4° Ainsi compris, le mode d'union de la tige à la racine, dans la plantule, correspond assez exactement aux familles naturelles (Composées, Cucurbitacées, Crucifères, Renonculacées, etc.); même, lorsqu'il se rencontre une

(1) P.-A. DANGEARD, *Le mode d'union de la tige et de la racine chez les Angiospermes* (Comptes rendus Acad. Sc., 15 octobre 1888, et *Le Botaniste*, 1^{re} série, 1889).

apparente exception, celle-ci, bien étudiée, ne fait que confirmer la règle (cas des *Xanthium*).

Voici comment s'exprimait dix ans plus tard, en 1898, un de nos meilleurs anatomistes, le professeur Gravis, de Liège (1).

« Le travail le plus étendu sur les structures des hypocotyles est celui de M. Gérard. L'interprétation que cet auteur a donnée de cette structure a été admise par plusieurs anatomistes, notamment par M. Van Tieghem. Elle consiste principalement à supposer que les massifs ligneux, en passant de la racine à la tige, se tordent de 180°. Cette torsion expliquerait comment le développement du bois qui est centripète dans la racine est centrifuge dans la tige.

» Malheureusement, les termes *passage et torsion* ne sont que des expressions figurées. En réalité, les éléments ligneux de la racine ne pénètrent pas dans la tige et ne se tordent pas. Ils se terminent vers le haut, comme les éléments ligneux de la tige se terminent vers le bas; de plus, il y a contact entre les premiers et les seconds sur une étendue variable. C'est cette substitution et ce contact qui a donné l'illusion d'un *passage* et d'une *torsion*. »

Le point de vue du professeur Gravis est exactement le nôtre : il était aussi celui de Naegeli, de Bertrand, de Dodel, de Vuillemin, de Lignier, qui, malheureusement, ne l'avaient pas établi sur une base assez étendue et assez solide.

Les belles recherches récentes de Matte sur la plantule des Cycadées sont faites avec cette même interprétation

Une autre conception de la structure de la jeune plantule a été donnée par Chauveaud dans un Mémoire étendu (2), ses descriptions sont faites suivant une interprétation qui m'a paru aussi peu exacte que celle de la « rotation des faisceaux ». L'auteur suppose que le stade alterne, caractéristique de la structure d'une racine, donne naissance à la structure superposée de la tige, par le concours d'un stade intermédiaire.

J'ai indiqué tout récemment à une séance de la Société botanique de France, comment cette opinion allait à l'encontre des données les mieux établies, relatives à l'origine du faisceau à structure superposée. On trouve encore, dans la plantule des Cycadées, des faisceaux présentant les trois stades ontogéniques et phylogéniques du développement : 1° faisceau n'ayant encore que du bois centripète primitif et du liber accolé, comme chez les plantes cryptogames primitives; 2° faisceau avec double bois, centripète et centrifuge, comme chez

(1) A. GRAVIS, *Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia Virginica* (Mémoire in-4 avec 25 planches, Bruxelles, 1898, p. 32).

(2) CHAUVEAUD, *L'appareil conducteur des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat., t. XIII, 1911).

les Diploxyllées ordinaires; 3° faisceau à structure superposée définitive (1); la structure superposée des faisceaux foliaires ou cotylédonaire ne peut, dans ces conditions, être rattachée à la structure alterne de la racine par le prétendu stade intermédiaire.

En résumé, on assiste depuis une trentaine d'années à un effort considérable qui a pour but de mettre en accord l'interprétation de la constitution morphologique et anatomique de la plante avec les données fournies par la recherche de la phylogénie des organes et celle des groupes eux-mêmes; les pages qui précèdent indiquent la part que j'ai prise dans ce mouvement.

Note sur la gaine foliaire des *Salicornieæ* Bent. et Hook.

Bulletin de la Société botanique de France, 1888, p. 157-160.

Il existe dans les *Salicornieæ* (*Arthrocnemum*, *Salicornia*, *Halostachys*, *Halocnemum*), une gaine foliaire avec tissu en palissade. Cette gaine est tantôt distincte de l'écorce dans tout l'entre-nœud (*Arthrocnemum fruticosum*), parfois confondue avec l'écorce dans la partie inférieure de l'entre-nœud; elle renferme un grand nombre de faisceaux libéro-ligneux à bois interne, provenant de deux faisceaux foliaires latéraux symétriques. Les grandes cellules spiralées qu'on rencontre dans les *Salicornia peruviana*, *S. virginica*, *Arthrocnemum fruticosum*, *A. ambiguum*, appartiennent à cette gaine foliaire; la formation d'une telle gaine doit être attribuée à une décurrence des bords du limbe, décurrence fort nette dans le *Kalidium foliatum* qui a les feuilles alternes.

Sur la formation des renflements souterrains dans l'*Eranthis hyemalis*.

Bulletin de la Société botanique de France, 1888, p. 366-368.

Les jeunes plantules de l'*Eranthis hyemalis* présentent sur le trajet de l'axe qui supporte les cotylédons et dans sa partie souterraine un renflement ovoïde; il comprend la partie supérieure de la racine principale, l'axe hypocotylé et la région d'insertion des faisceaux cotylédonaire; il est produit par un cloisonnement des assises internes de l'écorce, des cellules du péricycle et de la moelle; il se forme ensuite une zone génératrice en dehors des formations primaires.

Quelquefois, cette zone génératrice subit une extension latérale qui donne naissance à un second renflement avec un nouveau bourgeon.

De cette façon il peut se produire une série de renflements qui se réunissent ou restent isolés.

(1) MATTE, *Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des Cycadées*, Thèse, 1904, et *Germination des Cycadées* (*Mém. Soc. Linnéenne de Normandie*, vol. 23, 1908).

Observations sur l'anatomie des *Salsolæ* Bent. et Hook.

Bulletin de la Société botanique de France, 1888, p. 197-198.

La tribu des *Salsolæ* présente des particularités de structure intéressantes dans son parenchyme cortical. Il est impossible d'y distinguer une gaine foliaire comme chez les *Salicorniæ*.

Sous l'épiderme, on trouve parfois un hypoderme de plusieurs assises de cellules (*Anabasis aphylla*, *Brachylepis eriopoda*, etc. Sous l'hypoderme de ces espèces, et sous l'épiderme des espèces dépourvues d'hypoderme (*Noëa spinosissima*, *N. Tourneforti*, *Ofaiston monandrum*, etc.), on rencontre une assise unique de cellules en palissade, puis une assise de cellules cubiques, enfin le parenchyme cortical. Dans ce parenchyme se trouvent un grand nombre de petits faisceaux libéro-ligneux qui offrent cette curieuse structure d'avoir leur bois tourné en dehors comme dans les *Calycanthées* et les *Barringtoniées*.

Cette structure est atteinte par suite d'une torsion de 180° des ramifications des faisceaux du cylindre central au moment où ils pénètrent dans l'écorce pour s'y épanouir.

Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine.

Le Botaniste, 1^{re} série, février 1889.

Il est bien difficile de comprendre le mode d'union de la tige et de la racine principale chez les Phanérogames tel qu'il est exposé, soit dans les Traités généraux, soit dans les Mémoires assez nombreux qui ont été publiés sur ce sujet; il y a là cependant un point d'anatomie générale qu'il est nécessaire d'éclaircir avant d'adopter définitivement une définition quelconque du système conducteur de la tige et de la racine. Ces considérations m'ont engagé à entreprendre une série de recherches sur la structure anatomique des organes primaires de la jeune plante et sur les relations qui s'établissent entre eux; j'ai successivement étudié un grand nombre de familles, et le plus souvent, dans la même famille, plusieurs espèces appartenant à différents genres; il a été possible de ramener à quelques idées simples tous les cas particuliers et d'expliquer la structure de l'axe hypocotylé presque aussi facilement que celle de la tige proprement dite.

Je ne rappellerai dans cette analyse, que le cas général où la racine possède deux faisceaux: les autres n'en sont que des modifications.

LA RACINE POSSÈDE DEUX FAISCEAUX.

CAS GÉNÉRAL: *Les faisceaux sont également au nombre de deux dans chaque pétiole des cotylédons.* — Ils descendent verticalement et viennent s'unir plus ou moins bas à la partie interne du faisceau correspondant de la racine: il en résulte une disposition en forme de T ou de V; selon les familles et les genres, les deux faisceaux du pétiole

restent plus ou moins écartés. Si la croissance intercalaire est faible, il existe des traces des vaisseaux de la racine entre les branches du V jusqu'à la base des cotylédons.

Tous les autres cas que nous allons décrire ne sont que des modifications de celui-ci; il est d'ailleurs de beaucoup le plus répandu. On le trouve dans les familles suivantes: Renonculacées: *Nigella*, *Delphinium*, *Helleborus*, *Thalictrum*, *Adonis*; Capparidées: *Cleome*, *Gynandropsis*; Crucifères: *Barbarea*, *Iberis*, *Succovia*, *Heliophila*; Caryophyllées: *Saponaria*; Légumineuses: *Baptisia*; Ombellifères: *Didiscus*, *Oenanthe*; Solanées: *Capsicum*, *Solanum*, *Lycopersicum*; Labiées: *Phlomis*, *Ocimum*; Scrophulariées: *Alonsoa*; Acanthacées: *Acanthus*; Rubiacées: *Sherardia*, *Asperula*; Campanulacées: *Platycodon*, *Campanula*; Aristolochiées: *Aristolochia*; Chénopodées: *Atriplex*, *Chenopodia*, *Kochia*, *Salsola*, *Basella*; Phytolaccées: *Rivina*, etc.

CAS SECONDAIRE: *Le pétiole des cotylédons renferme deux faisceaux médians et deux latéraux.* — Les premiers se comportent comme dans le cas général; les latéraux s'anastomosent plus ou moins longuement avant de rejoindre le médian vers le bas,

Il en est ainsi chez les Composées: *Lonas*, *Catananche*, *Helminthia*, *Sonchus*, *Artemisia*, *Picridium*, *Chrysanthemum*, et chez quelques Renonculacées: *Eranthis*, *Aquilegia*, *Ranunculus*.

Recherches de morphologie et d'anatomie végétales.

Le Botaniste, 1^{re} série, p. 175-207, avec 2 planches.

Ce travail contient trois Chapitres :

Le premier traite de la nature de l'axe; exposé de la théorie phytonnaire;

Le deuxième est une étude anatomique des *Pinguicula*;

Le troisième est une monographie anatomique du genre *Acanthophyllum*.

En ce qui concerne la monographie des *Pinguicula*, les conclusions sont les suivantes :

La course des faisceaux dans la tige est analogue à celle qui a été décrite par Kamienski dans le *Primula spectabilis* et l'*Androsace septentrionalis*; le faisceau foliaire, en pénétrant dans la tige, se divise en deux moitiés qui se rendent chacune dans un sympode droit et gauche; ces sympodes contrarient leurs courbures en formant un réseau dont la forme et la grandeur des mailles sont sous la dépendance du cycle foliaire. Ces sympodes affectent deux manières d'être différentes.

a. Les sympodes en section horizontale forment une couronne libéro-ligneuse régulière (*Pinguicula alpina* et sa variété *bimaculata*).

b. Chaque sympode peut se recourber en un anneau entouré par l'endoderme; la courbure est plus ou moins complète selon les espèces; mais il arrive fréquemment que les traces foliaires centrales sont entourées complètement par le réseau radicifère et l'endoderme, le tissu conjonctif de l'écorce communiquant largement avec la moelle. C'est à une disposition analogue du système libéro-ligneux des *Auricula* que MM. Van Tieghem et Douliot ont donné le nom de polystélie. A sa partie inférieure la tige souterraine peut ne posséder que deux sympodes, formant un anneau ligneux. Le

réseau radicifère est un produit de l'activité du périphragme (*Pinguicula vulgaris*, *P. lutea*, *P. lusitanica*, *P. longifolia*).

Dans la racine du *Pinguicula vulgaris*, les faisceaux ligneux peuvent se rejoindre vers le centre et sur les côtés en formant un cylindre ligneux plein,

La monographie anatomique des *Acanthophyllum* se résume ainsi :

Dans chacun des deux groupes, on peut facilement distinguer les espèces en s'appuyant sur divers caractères.

1^{er} GROUPE. — Bois sans fibres ligneuses, zone génératrice médullaire, fibres libériennes dans l'écorce secondaire; la section de la feuille à la forme d'un demi-cercle avec deux petites ailes.

a. Système libéro-ligneux très fractionné. *A. spinosum*;

b. Anomalie moins prononcée : quatre cylindre ligneux plus ou moins indépendants au centre de la tige :

1° Pas de poils épidermiques sur la feuille. *A. bracteatum*;

2° Stéréome en anneau complet. *A. fontanesii*;

c. Faisceaux engagés dans le périphragme du faisceau médian de la feuille et dans celui de la tige au niveau des nœuds. *A. squarrosum*.

2^e GROUPE. — Bois fibreux, pas de productions libéro-ligneuses médullaires : parenchyme en palissade très développé sur les deux faces de la feuille; section se rapprochant graduellement de la forme ordinaire.

d. Stéréome interne et externe de la feuille déjà réduit; poils épidermiques renflés en cupule, *A. crassifolium*.

e. Pas de stéréome interne dans la feuille, pas de poils épidermiques. *A. mucronatum*.

f. Pas de stéréome dans la feuille, section plane. *A. versicolor*.

Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires.

Le Botaniste, 1^{re} série, p. 211-270, avec 3 planches.

Ce Mémoire comprend une Introduction et deux Parties.

La première Partie a pour objet l'étude anatomique du groupe si nombreux en espèces de *Selaginella*.

La seconde Partie est divisée en trois Chapitres : le premier est un résumé des résultats obtenus intéressant l'anatomie générale; le second renferme un essai d'application de ces résultats à l'ensemble des Cryptogames vasculaires; le troisième contient la réfutation d'une théorie sur la structure des Cryptogames.

L'anatomie de la tige et ses nombreuses variations ont été établies dans un très grand nombre d'espèces; la course des faisceaux a été également indiquée pour ces mêmes espèces.

La feuille a été l'objet d'une étude particulière qui a conduit à distinguer deux types de structure différente selon que les deux épidermes sont semblables ou dissemblables.

La nature du porte-racines est l'objet d'une explication tirée de sa position et de sa structure.

Mémoire sur l'anatomie et la morphologie des *Tmesipteris*.

Le Botaniste, 6^e série, p. 163-182, avec 7 planches.

Ce Mémoire établit chez les *Tmesipteris* la structure de la tige, de la feuille et du rhizome, avec les modifications qu'elle présente.

L'anatomie permet de distinguer les espèces suivantes qui, à l'exception du *T. tannensis* sont nouvelles.

Un caractère important permet de distinguer les *Tmesipteris* en deux sections, selon qu'ils ont des fibres médullaires ou en sont dépourvus et l'on peut dresser le tableau de détermination suivant, établi à dessein uniquement sur des particularités anatomiques (échantillons d'herbier).

Pas de fibres médullaires : nombreux faisceaux ; moelle très large, collenchymateuse ; ornements épidermiques du limbe en réseau. *T. Vieillardii*.

Pas de fibres médullaires : faisceaux moins nombreux ; moelle moins large, ornements épidermiques en forme de ponctuation. *T. tannensis*.

Pas de fibres médullaires : trois ou quatre faisceaux réunis plus ou moins intimement au centre. *T. elongatum*.

Fibres médullaires : mésophylle lacuneux élastique, section de la feuille amincie sur les bords, étroite. *T. truncatum*.

Fibres médullaires : mésophylle lacuneux, affaissé ; section large, renflée aux extrémités. *T. lanceolatum*.

Sur l'équivalence des faisceaux dans les plantes vasculaires.

Comptes rendus de l'Académie des Sciences, mai 1891.

En anatomie végétale, l'unité adoptée pour le système vasculaire est le faisceau ; mais on l'interprète de bien des manières différentes.

Ainsi, le faisceau ordinaire des Dicotylédones comprend un faisceau ligneux et un faisceau libérien superposés ; il est dit collatéral par la plupart des auteurs ; pour quelques autres, c'est un faisceau unipolaire. Chez plusieurs monocotylédones, le faisceau est constitué par un îlot libérien entouré par les faisceaux ligneux ; il est concentrique ; chez la plupart des Cryptogames vasculaires, c'est, au contraire, le bois qui est entouré par le liber dans les cordons libéro-ligneux ; ces cordons libéro-ligneux sont alors considérés comme des faisceaux concentriques, plus rarement comme des faisceaux bipolaires ou leurs combinaisons ou enfin comme des stèles. Le système vasculaire de la racine donne lieu aux mêmes difficultés d'interprétation ; pour plusieurs anatomistes, c'est un faisceau polyarche ; pour d'autres, un faisceau multipolaire ; pour la plupart, ce système est formé par un nombre variable de faisceaux libériens et ligneux alternes.

Je me suis proposé, dans cette Note, d'établir l'équivalence des faisceaux dans l'ensemble des plantes vasculaires, en m'appuyant sur les résultats de nombreuses observations sur la structure des Cryptogames vasculaires.

Recherches sur les plantules des Conifères.

Le *Botaniste*, 3^e série, p. 120-204, juin 1893, avec 6 planches.

Ce travail est divisé en trois Chapitres : le premier Chapitre est consacré aux Conifères *inversiovulées*; le second aux Conifères *rectiovulées*; le troisième Chapitre résume les principaux résultats de ces recherches.

Les espèces étudiées appartiennent aux genres *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Tsuga*, *Araucaria* pour la première section; aux genres *Cupressus*, *Actinostrobus*, *Thuia*, *Biota* et *Taxus* pour la seconde.

La position des canaux sécréteurs ordinaires est précisée dans la plantule. Je signale aussi l'existence chez les Conifères de tubes sécréteurs que l'on n'y connaissait pas encore.

Le temps me faisant défaut, pour fixer définitivement leur origine, je me borne à recommander leur étude aux anatomistes. Chauveaud a reconnu depuis que ces tubes sécréteurs sont formés de cellules allongées suivant l'axe et disposées en files.

Le Mémoire renferme des détails sur la nature des aiguilles chez les Pins, sur le tissu de transfusion et le tissu d'irrigation chez les Cupressinées.

On s'est préoccupé depuis longtemps de savoir quelle est la signification du nombre plus ou moins élevé des cotylédons chez les Gymnospermes, alors que ce nombre est si constant chez les Dicotylédones et les Monocotylédones. J'ai examiné deux hypothèses en indiquant celle qui paraît devoir être acceptée. L'augmentation du nombre des cotylédons peut provenir, soit de l'intercalation de phytons foliaires, soit de la division des phytons cotylédonairés existants.

Il est probable que l'augmentation du nombre des cotylédons est due à un phénomène de division; ce sont les plantules des *Araucaria* ou de genres anciens très voisins, à deux larges cotylédons, qui ont donné naissance, en se découpant, aux cotylédons nombreux des *Pinus*.

CHAPITRE V.

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE.

La physiologie végétale n'avait été, de ma part, l'objet d'aucune recherche originale jusqu'à une date très récente, celle de ma nomination à Paris, en 1908.

Une observation, en apparence assez banale, allait être la cause première et le point de départ d'une série d'expériences sur la synthèse chlorophyllienne, le phototactisme, l'action de la lumière sur les pigments végétaux et les substances colorantes diverses, l'adaptation chromatique, etc.

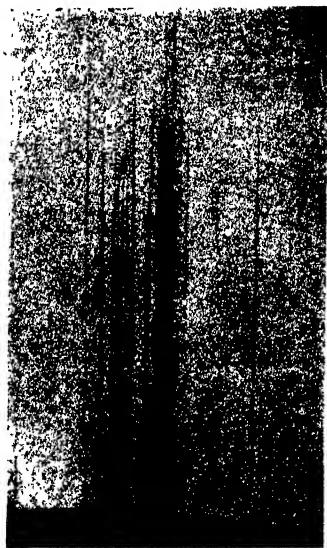


Fig. 7. — Lignes dessinées par une algue, le *Chlorella vulgaris* sur les parois d'un flacon.

L'observation en question mérite d'être rapportée ici brièvement. Dans un grand flacon cylindrique, renfermant du liquide de Knop, une Algue verte appartenant au genre *Chlorella* s'était développée. Je remarquai avec étonnement que cette Algue dont les cellules ont un diamètre de 3^µ ou 4^µ avait dessiné, en se multipliant, sur les parois verticales du flacon, des lignes d'une finesse, d'une

régularité et d'une perfection telles qu'on les aurait supposées tracées par un dessinateur exercé.

J'examinai, dans une Note préliminaire présentée à la Société botanique (1), les diverses explications ou hypothèses susceptibles de pouvoir expliquer ce curieux phénomène. « Il est probable, disais je, que le *Chlorella* est sensible non seulement à l'intensité lumineuse, mais aussi à la nature des rayons », et j'ajoutais :

« Lorsqu'on analyse au spectroscope la lumière qui a traversé une solution de chlorophylle, on constate qu'un certain nombre de rayons ont été absorbés par la chlorophylle : on admet que c'est seulement à l'endroit de ces bandes d'absorption que se produisent la fixation du carbone et le dégagement d'oxygène qui caractérisent la fonction chlorophyllienne.

» *A priori*, on peut supposer que si nous projetons au moyen d'un prisme les divers rayons du spectre sur la cuve de culture renfermant le *Chlorella vulgaris*, celui-ci ne se développera que derrière les rayons qui correspondent aux bandes d'absorption, c'est-à-dire aux seuls endroits où il peut effectuer sa nutrition holophytique et prendre le carbone qui lui est nécessaire (2).

» Tel est le principe d'une nouvelle méthode qui pourrait donner des résultats bien supérieurs à la méthode des Bactéries d'Engelmann, si le *Chlorella*, grâce à sa sensibilité spéciale, marquait ainsi, par un développement plus abondant, chaque bande d'absorption de la chlorophylle ».

Me voici donc entraîné, un peu malgré moi, à étudier, pour mon compte, le problème de la *fonction chlorophyllienne*, mode de nutrition indispensable à la plupart des végétaux.

Fonction chlorophyllienne.

La fonction chlorophyllienne consiste, pour les plantes vertes, dans la propriété qu'elles possèdent de pouvoir, grâce à la chlorophylle, décomposer

(1) P. A. DANGEARD : *Note sur les propriétés photographiques du Chlorella vulgaris* (Bulletin de la Société botanique de France, 1909).

(2) Le liquide de Knop, employé dans la culture ne contient que des éléments minéraux, sa composition est la suivante :

Nitrate de Ca	16
Nitrate de K	0,25
Phosphate acide de K	0,25
Sulfate Mg	0,25
Phosphate de fer	traces
Eau distillée	1 litre

l'anhydride carbonique dont elles utilisent le carbone et laissent dégager l'oxygène.

Pour établir le rôle de chacune des radiations du spectre dans cette fonction, on a suivi jusqu'ici trois méthodes : 1° la méthode des écrans absorbants ; 2° la méthode du spectre ; 3° la méthode du microspectre.

Dans la méthode des écrans, on emploie deux cloches de verre à double paroi : l'une renferme une solution de bichromate de potasse et ne laisse passer que les radiations qui s'étendent du rouge au jaune ; la seconde renferme de l'oxyde de cuivre ammoniacal et donne passage au bleu, à l'indigo et au violet.

On peut constater que les plantes vertes placées sous la première cloche assimilent avec une énergie beaucoup plus grande que celles qui sont recouvertes par la seconde cloche.

La méthode du spectre consiste à disposer des feuilles de bambou à l'intérieur d'éprouvettes remplies d'eau et renversées sur les cuves à mercure ; ces tubes sont placés dans les diverses régions d'un spectre : l'oxygène résultant de la décomposition de l'anhydride carbonique s'accumule à l'extrémité des éprouvettes ; la quantité de ce gaz mesure l'activité de l'assimilation suivant les diverses radiations.

Cette méthode ne donne de résultats que pour la région la moins réfrangible du spectre.

La troisième méthode utilise l'avidité que montrent certaines Bactéries pour l'oxygène : un microspectre solaire étant projeté sur un filament d'Algue, les Bactéries offrent un maximum d'accumulation dans le rouge et un second amas plus petit dans la région bleue et violette.

En présence de ces méthodes variées, on pourrait croire que le problème qui se propose de déterminer la nature des rayons qui agissent dans la synthèse chlorophyllienne est résolu, et que tous les physiologistes sont d'accord à ce sujet.

Il n'en est rien ; beaucoup fixent un maximum unique d'action, soit dans le rouge orangé, soit même dans le jaune avec une décroissance progressive du côté du violet ; un plus grand nombre peut-être à la suite d'Engelmann admettent un premier maximum dans le rouge orangé et un second maximum moins important du côté du violet ; enfin, une autre école accorde à la partie la plus réfrangible du spectre une importance qui correspondrait tout à la fois à la forte absorption du bleu par la xanthophylle et à l'intensité de l'action lumineuse sur la plaque photographique (Kohl, 1897, 1906).

La nouvelle méthode que j'apporte est destinée, semble-t-il, à fournir la solu-

tion définitive : c'est la plante verte, elle-même, qui, par sa croissance, photographiera et distinguera ainsi, parmi les nombreuses radiations qu'elle reçoit, celles qui lui sont nécessaires pour vivre et se développer normalement.

Prenons une cuve de culture à faces parallèles renfermant du liquide nutritif de Knop dans la composition duquel n'entre aucune trace de carbone organique : si l'on ensemence cette cuve avec une Algue microscopique immobile comme le *Chlorella vulgaris* et qu'on place cette cuve en face d'une fenêtre, on observe au bout de quinze jours ou trois semaines que les parois exposées à la lumière sont recouvertes par un enduit vert : c'est l'Algue qui s'est multipliée en empruntant son carbone à l'acide carbonique dissous dans l'eau, sous l'action de la lumière.

Avec cette même cuve, reprenons l'expérience, après avoir recouvert une moitié de la face antérieure d'un écran noir interceptant la lumière : on verra cette fois que l'enduit vert ne s'est produit que dans la moitié éclairée ; derrière l'écran, il n'existe aucune trace de développement. Car à l'ombre l'Algue se trouve dans l'impossibilité de prendre le carbone, la fonction chlorophyllienne ne s'exerce pas.

Projetons maintenant dans une troisième expérience un spectre bien pur sur cette cuve : si toutes les radiations du spectre étaient également actives dans la synthèse chlorophyllienne, un enduit vert de même épaisseur partout se produirait dans l'ensemble du spectre et le délimiterait nettement ; si parmi des radiations, il existe des différences d'activité, la végétation de l'Algue présentera ces mêmes différences ; enfin, si un plus ou moins grand nombre de ces radiations sont incapables d'assurer la fonction chlorophyllienne, leur place sera indiquée par l'absence de tout développement, comme s'il s'agissait d'une obscurité complète.

Mais pour que le spectrogramme de croissance présente toute sa netteté, plusieurs conditions sont nécessaires :

1° Il faut que l'organisme à étudier soit immobile et ne présente pas d'éléments reproducteurs sous forme de zoospores ou de gamètes ciliés, autrement le phototactisme interviendrait et modifierait les résultats ;

2° Il est utile que cet organisme, ayant des cellules très petites, se développe bien dans le liquide de Knop et forme des revêtements sur les parois des cuves de culture : si cette dernière condition n'était pas remplie, il conviendrait de faire arriver le spectre sur le fond même des cuves ;

3° Il est nécessaire que le spectre agisse sur la culture avec une intensité suffisante et pendant plusieurs semaines.

Dans l'application de cette méthode, j'ai commencé par m'assurer du degré de sensibilité du *Chlorella* aux rayons lumineux par diverses expériences.

Je n'en citerai qu'une, parmi les plus démonstratives : un flacon estensemencé avec le *Chlorella vulgaris* et exposé à la lumière; sur la face avant, la



Fig. 8. — Le *Chlorella vulgaris* par sa croissance a dessiné les mailles d'une dentelle qui servait d'écran : en haut, un fragment de cette dentelle a été placée après l'expérience pour servir de comparaison.

lumière est interceptée par une dentelle : au bout d'un mois ou deux, selon l'époque de l'année, on enlève la dentelle et l'on constate que toutes les mailles en ont été dessinées avec netteté; un fragment de cette dentelle, l'expérience finie, a été collé sur le haut du flacon pour permettre de juger de la correspondance entre la photographie résultant de la croissance de l'Algue et la dentelle elle-même.

Je n'avais plus, ce premier point établi, qu'à faire construire les instruments nouveaux qui m'étaient nécessaires, afin de soumettre mes cultures aux diverses radiations du spectre.

Ces instruments sont de deux sortes, selon que les radiations de longueur d'onde différentes sont obtenues en se servant de filtres ou par le moyen de prismes.

1. Spectrogrammes de croissance obtenus par l'emploi de filtres.

La maison Calmels est dépositaire des écrans colorés, connus sous le nom de *Wratten Light Filters* et dont la liste est assez longue. Parmi ceux-ci, il en existe un certain nombre qui peuvent être utilisés en physiologie spéciale; je signale principalement les sept variétés de filtres monochromatiques qui transmettent respectivement les radiations comprises entre les longueurs d'onde ci-après :

- α . Extrême rouge à 650.
- β . 660 à 610 (avec faible bande en λ 690).
- γ . 680 à 590.
- δ . 595 à 555 (avec faible bande en λ 700).
- ϵ . 555 à 520.
- ν . 520 à 465.
- θ . 470 à 400.

Mon appareil se compose d'un châssis A renfermant neuf compartiments, parmi lesquels sept reçoivent respectivement les radiations fournies par la

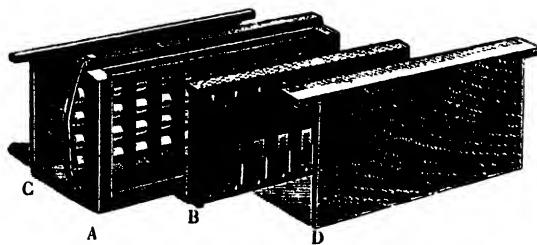


Fig. 9. — Spectrolabe pour la culture des algues.

série des écrans monochromatiques du châssis B, alors que les deux autres destinés à servir de témoins sont, l'un éclairé par la radiation totale, alors que le second est en pleine obscurité.

Trois modèles de cet appareil ont été construits : dans l'un, ce sont des

tubes de cultures disposés horizontalement qui reçoivent les radiations filtrées par les écrans; dans l'autre, les radiations sont reçues soit sur une cuve unique, ayant la largeur même de l'appareil; enfin, dans le troisième, il existe une cuve distincte, en face de chaque filtre.

Je reproduis ici les résultats de deux cultures faites avec les deux premiers modèles : on constate que l'algue ne s'est développée qu'en face les compartiments α et β qui comprennent les radiations allant de $\lambda 610$ à l'extrême rouge.

Toutes les autres régions du spectre restaient inactives : la sensibilité du *Chlorella* est telle qu'elle me permit de reconnaître un défaut du filtre γ dans une série qui m'avait été fournie : un léger développement de l'algue avait eu lieu en face de ce filtre ; examiné au spectroscopie, je constatai, que par exception, il laissait passer une certaine quantité de rayons oranges.

Ces observations ont été répétées avec diverses algues qui toutes ne se sont développées que dans la région de l'orangé et du rouge.

II. Ces expériences, pour prendre toute leur valeur, devaient être faites en employant un spectre pur.

J'ai employé d'une part un spectrographe à vision directe et d'autre part un spectrographe à prisme de quartz; ce dernier instrument a été construit à l'aide d'une subvention de la Société des amis de l'Université.



Fig. 10. — Culture du *Chlorella* devant le spectrolabe : le développement n'a lieu qu'en face les filtres α et β une faible croissance dans le violet est due à la mauvaise qualité du filtre.

Ces modèles ont été construits par la maison Pellin sur mes indications ; les cuves de culture qui reçoivent le spectre ont une graduation en millimètres.

Trois séries de culture ont été faites ; elles se rapportaient l'une au *Chlorella vulgaris* qui est une algue verte, la seconde à une Diatomée immobile l'*Achnantes minutissima*, la troisième à une Cyanophycée.

Les deux premières ont fourni des résultats identiques ; je me borne à donner ici le spectrogramme de croissance de la Diatomée qui est vraiment remarquable.



Fig. 11. — Culture de *Chlorella* en tubes placés dans le spectrolabe : à droite, compartiment de la radiation totale avec développement abondant : à gauche, développement en α et β , rien ailleurs.

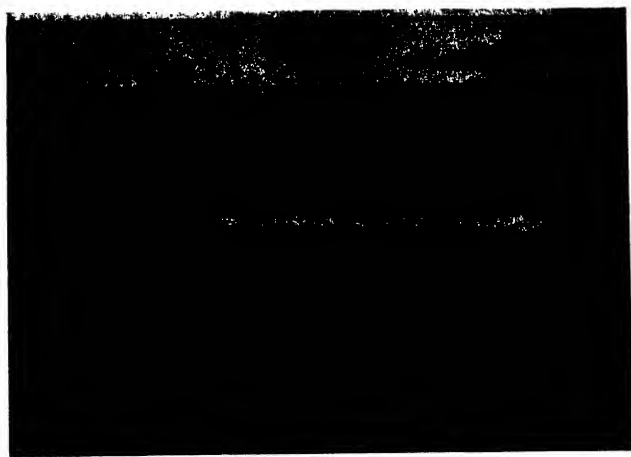


Fig. 12. — Culture de Diatomée devant un spectre : un champignon filamenteux a poussé au fond de la cuve.

La cuve renfermant les germes de cette Diatomée a été placée en expérience le 25 avril 1911 dans le spectrographe.

Huit jours après, on apercevait déjà une ligne verticale due à la croissance de

la Diatomée; cette ligne, beaucoup plus apparente quelques jours plus tard, se trouvait entre les divisions 70 et 73 de la cuve; cette position correspondait aux rayons de longueur d'onde λ 640-670 : ce sont ces mêmes rayons qui sont absorbés énergiquement, comme on le sait, par une solution de chlorophylle et forment la bande I du spectre d'absorption de cette substance.

Le 25 avril, c'est-à-dire 1 mois après le début de l'expérience, la cuve avait pris son aspect définitif que j'ai fixé par la photographie.

La bande de croissance qui correspond à la bande d'absorption I est nettement délimitée; la multiplication de la Diatomée a donc été abondante en ce point; des cuves témoins renfermant cette Diatomée et placées devant une fenêtre, à la lumière ordinaire, ne montraient qu'un développement sensiblement plus faible.

Ceci confirme donc, en ce qui concerne les Diatomées, ce que m'avait appris le spectrogramme de croissance du *Chlorella vulgaris*, à savoir l'activité particulière dans la fonction chlorophyllienne des rayons de longueur d'onde 670-640.

Le spectrogramme ne montre aucune trace de croissance pour les rayons de longueur d'onde supérieurs à ceux-ci : mais une faible trace de végétation se montrait à droite de la bande I et jusqu'à une certaine distance : on pourrait même croire, à l'examen d'une des photographies, qu'il existe une faible accumulation correspondant à la bande II d'absorption.

La partie violette du spectre s'est montrée dans les conditions de l'expérience incapable d'assurer la synthèse chlorophyllienne.

Si ces résultats confirment mes recherches précédentes, ils sont en contradiction, comme on le sait, avec l'opinion ancienne d'Engelman et avec les idées exprimées récemment par Kohl et Stahl.

Une culture d'oscillaire, faite dans les mêmes conditions a donné des résultats un peu différents et signalés dans une Note à l'Académie des Sciences; outre la zone de croissance correspondant à la bande I d'absorption, il en existe une autre dans la région infrarouge.

A cette question de la synthèse chlorophyllienne se rattachent directement : A. L'action de la lumière sur les pigments végétaux; B. Le phototactisme des organismes végétaux mobiles; C. L'adaptation chromatique.

ACTION DE LA LUMIÈRE SUR LES PIGMENTS VÉGÉTAUX.

On sait qu'une solution de chlorophylle s'altère rapidement sous l'action de la lumière; mais le rôle des différentes radiations dans la production du phénomène n'a pas été établi, d'une façon nette, car les auteurs les plus

récents se bornent à signaler l'action plus active de la moitié la moins réfrangible du spectre.

J'ai essayé de donner une plus grande précision à cette détermination.

Ma méthode est fort simple : une solution de chlorophylle dans l'alcool est incorporée à du collodion, puis étendue en couche mince sur une simple plaque de verre ; celle-ci est exposée ensuite à l'action d'un spectre très pur, tel que ceux qui nous ont déjà servi dans des expériences précédentes.

Sous l'action de certains rayons, la chlorophylle se décolore, alors qu'elle reste inaltérée partout ailleurs.

La plaque fournit ainsi un spectrogramme qui, au bout de plusieurs heures, indique, avec une précision absolue, quelles sont les radiations actives

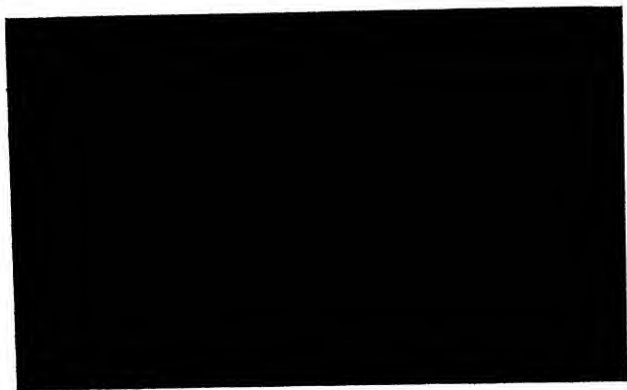


Fig. 13. — Spectrogramme de décoloration de la chlorophylle.

et quelle est la différence d'action de ces radiations vis-à-vis de la chlorophylle.

La décoloration s'est effectuée, tout d'abord et complètement, dans la partie qui correspond à la bande principale d'absorption de la chlorophylle et elle s'étend ensuite progressivement dans la région voisine qui comprend les trois autres bandes d'absorption : la seconde moitié du spectre n'a montré jusqu'ici aucune action appréciable, bien que la plaque soit restée une huitaine de jours soumise à l'action du spectre.

La conclusion est importante ; elle montre que le spectrogramme de décoloration de la chlorophylle correspond au spectrogramme de croissance d'une plante ; la correspondance entre le spectrogramme de croissance de la *Diatomée*

et le spectrogramme de décoloration ci-contre serait absolue, si les deux expériences avaient eu lieu avec le même appareil.

La xanthophylle a été étudiée avec la même méthode.

Wiesner après avoir isolé la xanthophylle suivant le procédé de Krauss, en agitant un extrait alcoolique de chlorophylle, avec de la benzine ou du sulfure de carbone, a cherché quels étaient les rayons qui étaient susceptibles de décolorer cette xanthophylle (1) : il a trouvé que ce sont les rayons bleus violets et ultraviolets qui agissent le plus énergiquement dans cette décoloration ; mais il est bon de remarquer que Wiesner employait des écrans formés soit par une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, soit par une solution de chlorophylle, etc. Ce procédé n'échappe pas aux critiques qui s'adressent à l'emploi des écrans, étant donné surtout que ceux-ci sont souvent très imparfaits : il ne comporte donc aucune précision.

J'ai fait diverses expériences en vue d'obtenir le spectre de décoloration de la xanthophylle.

Pour cela j'ai choisi des feuilles étiolées de Barbe de Capucin ; le pigment jaune a été extrait par l'alcool chaud : il montrait les trois bandes d'absorption suivantes

Bande I.....	$\lambda = 480-470$
Bande II.....	$\lambda = 460-440$
Bande III.....	$\lambda = 430-400$

ces chiffres correspondent presque exactement à ceux qui ont été fournis en 1905 par Tschirch pour la xanthocarotine :

Bande I.....	$\lambda = 487-470$
Bande II.....	$\lambda = 457-439$
Bande III.....	$\lambda = 429-417$

Sous grande épaisseur, les trois bandes du pigment jaune utilisé dans mon expérience confluaient, et en même temps l'absorption s'étendait notablement du côté des rayons les moins réfrangibles ; on distinguait alors en outre une faible bande en λ 670, indiquant des traces légères de chlorophylle ordinaire.

D'ailleurs, j'ai réussi à obtenir cette étioline ou variété de xanthophylle en beaux sphéro-cristaux : c'est le pigment obtenu dans ces conditions qui a servi à préparer la plaque ou le spectrogramme de décoloration : l'expérience a commencé le 21 janvier dernier : 6 jours après, on apercevait une légère décolo-

(1) WIESNER, *Poggendorff Annalen der Physik und Chemie*, t. CLIII, 1874.

ration entre λ 490 et λ 460 ; plus tard la décoloration s'est étendue d'un côté jusqu'à λ 520 et jusqu'à λ 420 (date du 4 février 1911) ; la bande principale de la chlorophylle se trouvait aussi indiquée par une ligne étroite décolorée.

En résumé, le spectrogramme de décoloration de la xanthophylle correspond à peu près exactement à son spectre d'absorption, comme pour la chlorophylle.

Il y a là toute une série de recherches à faire sur la chlorophylle des divers organismes, à tous les degrés de l'échelle végétale et aussi sur les pigments de couleurs variées qui se trouvent mélangés à cette chlorophylle.

J'ai étudié de la même manière plusieurs pigments végétaux, tels que la phycocyanine, la bactériopurpurine, etc.

J'ai commencé également des recherches sur diverses substances colorantes, cyanine, pinachrome, pinaverdol : les conclusions promettent d'être intéressantes.

PHOTOTACTISME.

Je devais naturellement songer à utiliser mes spectrographes pour l'étude si attachante du phototactisme : la moisson a été abondante, je me bornerai ici à signaler les principales conclusions.

Les organismes mobiles placés dans une cuve soumise à l'action du spectre, vont se fixer en des endroits déterminés du spectre, toujours les mêmes, pour une espèce donnée constituant ainsi un spectrogramme de fixation ; ces spectrogrammes varient avec les espèces et les groupes.

Telle est la conclusion générale qui ressort de mes recherches. Il me reste à indiquer les principaux cas observés :

1° Spectrogramme des Sulfuraires. J'ai étudié une dizaine d'espèces : le diamètre des plus petites est inférieure à 1^{re} sur une longueur de 2^{re} ou 3^{re}. Toutes ces espèces ont donné le même spectrogramme de fixation.

Les Sulfuraires, en se fixant sur la paroi avant de la cuve soumise aux radiations du spectre dessinent deux lignes rouges α et β ; celle-ci plus large se double elle-même en deux autres. La position de ces lignes est fixe pour un spectrographe donné, elles correspondent à un maximum dans l'énergie fixatrice des radiations rouges et infrarouges, vis-à-vis des Sulfuraires ; la ligne α est située vers λ 780-790 ; la ligne β vers λ 820-840.

La sensibilité de ces organismes aux radiations est telle que dans la zone active, les lignes de la graduation qui ont arrêté les radiations sont reproduites en blanc sur le fond rouge résultant de la fixation des Bactéries ; on a ainsi un moyen de rechercher la limite de la distribution des individus dans le spectre.

Je reproduis ici le même spectrogramme de fixation vu de face et vu de profil ;



Fig. 14. — Spectrogramme de Sulfuraire (*Chromatium*), vu de face.

ce dernier, examine à la loupe, montre les lignes de la graduation, derrière lesquelles la Sulfuraire n'a pas été fixée, reproduites en blanc.

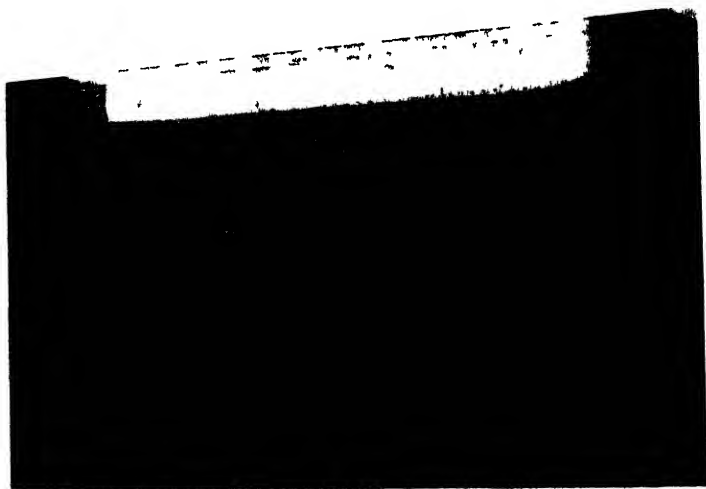


Fig. 15. — Le même spectrogramme vu de profil.

2° Spectrogrammes des Oscillaires. Les Oscillaires sont des algues bleues constituées par des filaments mobiles de diamètre variable.

J'ai constaté ici que les spectrogrammes de fixation varient avec les espèces et ont par conséquent un caractère spécifique. La fixation se fait dans la portion la moins réfrangible du spectre dans la région du jaune, de l'orangé et du rouge : la limite de ce dernier côté est toujours fort nette et la même, dans une espèce donnée.



Fig. 16. — Spectrogramme d'Oscillaire montrant trois bandes très nettes.

Je me borne ici à en reproduire deux obtenus avec des appareils différents : J'ai obtenu le spectrogramme de fixation pour six ou sept espèces différentes, en déterminant les longueurs d'onde entre lesquelles ce spectrogramme est



Fig. 17. — Spectrogramme d'*Euglena viridis*.

compris : celui que je donne ici est remarquable en ce sens que l'algue mobile est venue, en se fixant, dessiner trois bandes assez nettes.

Ces bandes correspondent, ainsi que j'ai pu m'en assurer, à la position même des bandes d'absorption du pigment assimilateur de cette Oscillaire.

Ces Oscillaires dans leurs mouvements sont donc arrêtées et fixées dans la

position la plus favorable pour l'utilisation de l'énergie des radiations utiles du spectre.

On pouvait espérer que le spectrogramme de fixation des algues vertes mobiles, telles que les *Euglena*, les *Phacus*, les *Trachelomonas*, offrirait les mêmes caractères généraux que ceux des Sulfuraires, puisqu'elles ont sans doute à utiliser les mêmes radiations.

Les expériences faites n'ont pas confirmé les prévisions ; tandis que pour les Oscillaires ce sont les radiations rouges qui sont les plus actives dans la fixation de l'algue, chez l'*Euglena viridis*, la limite de la fixation du côté du rouge est au voisinage de λ 500 : la ligne verticale, indiquée sur la photographie indique la raie D.

La fixation des *Chlamydomonas* s'étend un peu plus loin vers λ 570.

Je possède un certain nombre d'observations encore inédites qui permettront peut-être de résoudre cette difficulté.

En utilisant la méthode des filtres, j'ai remarqué que les espèces de *Chlamydomonas*, récoltées dans les parties peu éclairées étaient retenues et fixées par les radiations rouges : les espèces qui se trouvaient dans les mares exposées en plein soleil fuyaient ces mêmes radiations et se fixaient dans le vert et dans le bleu violet. Comme ces espèces, ainsi que les Euglènes vivent ordinairement dans des milieux riches en matière organique, on peut supposer qu'une trop grande quantité de radiations rouges, amenant une synthèse trop rapide des hydrates de carbone, détruirait l'équilibre ; les espèces par leurs déplacements pourraient doser elles-mêmes la quantité d'énergie qui leur est nécessaire.

ADAPTATION CHROMATIQUE.

Il ne me reste plus qu'à dire un mot du phénomène si curieux et encore si peu connu de l'adaptation chromatique.

Engelmann a désigné sous le nom d'*adaptation chromatique complémentaire* la propriété que possèdent certains organismes de prendre la couleur complémentaire des rayons qu'ils reçoivent.

Le phénomène a été étudié par Gaidukov sur l'*Oscillaria sancta* et l'*O. caldarium* au moyen d'écrans colorés et plus récemment en 1906 sur le *Phormidium tenue* et le *Porphyra laciniata* à l'aide d'un spectre et de la lumière électrique.

L'*Oscillaria sancta* est de couleur violette : au bout de 2 mois elle était devenue verte à la lumière rouge, bleu vert à la lumière jaune, rouge à la lumière verte, brun jaune à la lumière bleue : on observait une foule de transitions entre ces diverses nuances.

L'emploi du spectre fourni par la lumière électrique réduit considérablement

la durée de l'expérience : en quelques heures, la plaque de *Phormidium tenue* de teinte vert bleu au début prenait la coloration jaune et jaune brun depuis le vert jusqu'au violet : elle restait bleu vert dans les rayons rouges et jaunes. Inversement le *Porphyra*, rouge au début, devenait vert dans le rouge et le jaune et restait rouge partout ailleurs.

On est assez peu d'accord parmi les biologistes sur l'interprétation et la portée de ces expériences ; aussi ai-je essayé de reprendre ce problème en utilisant le spectrographe construit sur mes indications par la maison Pellin, grâce à une subvention de la Société des Amis de l'Université de Paris.

L'expérience a porté sur le *Lyngbia versicolor* qui possède normalement une belle couleur jaune.

L'adaptation chromatique chez cette algue peut-être ainsi comprise. La teinte jaune d'or de l'algue se conserve dans toute la partie inactive du spectre au point de vue croissance : la coloration de l'algue devient verte sous l'influence des rayons qui s'étendent depuis le jaune jusqu'à la limite de l'infrarouge ; les rayons qui sont actifs dans la synthèse chlorophyllienne sont aussi ceux qui déterminent le changement de coloration de l'algue.

En résumé, j'ai mis à profit pour l'étude de la fonction chlorophyllienne la propriété qu'offrent certaines algues d'être assez sensibles aux différentes radiations lumineuses pour dessiner elles-mêmes sur la paroi des cuves ou des tubes de culture qui les renferment des spectrogrammes qui donnent des renseignements précis sur la façon dont ces algues se comportent en présence des diverses radiations.

J'ai obtenu ainsi plusieurs sortes de spectrogrammes ;

Les organismes mobiles (*Euglena*, *Chlamydomonas*, *Oscillaires*, etc.) m'ont fourni, grâce à l'enduit qu'ils ont formé sur la paroi antérieure ou postérieure selon les cas des vases de culture, des *spectrogrammes de fixation*.

Des *spectrogrammes de croissance* ont été dessinés par les organismes immobiles. (*Chlorella*, *Phormidium*, *Achnanthes*, etc.).

D'autre part, en faisant agir les diverses radiations sur les substances colorantes et les pigments végétaux, j'ai obtenu des *spectrogrammes de décoloration*.

Enfin, les photographies des bandes d'absorption de ces substances et de ces pigments constituent des *spectrogrammes d'absorption*. On peut y joindre les *spectrogrammes d'adaptation chromatique*.

Ces divers spectrogrammes se complètent les uns les autres et leur comparaison permet de se rendre compte de la façon dont les algues utilisent, pour se développer, les radiations qui leur sont offertes dans la nature.

LISTE DES PUBLICATIONS EN PHYSIOLOGIE.

Note sur les propriétés photographiques du *Chlorella vulgaris* (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1909, p. 368-370).

Le genre *Chlorella* et la fonction chlorophyllienne (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1909, p. 503-508).

Sur les propriétés photographiques du *Chlorella vulgaris* (*C. R.*, 8 novembre 1909 p. 797-799).

Les spectrogrammes en physiologie végétale (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1910 p. 91-93).

Note sur un nouvel appareil de démonstration en physiologie végétale (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1910, p. 116-121).

Phototactisme, assimilation, phénomènes de croissance (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1910, p. 315-319).

L'action de la lumière sur la chlorophylle (*C. R.*, 27 décembre 1910, p. 1386-1388).

Sur la détermination des rayons actifs dans la synthèse chlorophyllienne (*C. R.*, 30 janvier 1911, p. 277-279).

La décoloration de la xanthophylle (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1911, p. 158-160).

Sur les conditions de l'assimilation chlorophyllienne chez les Cyanophycées (*C. R.*, 3 avril 1911, p. 967-969).

Le spectrogramme de croissance d'une diatomée (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 1911, p. 373-376).

Sur l'adaptation chromatique complémentaire chez les végétaux (*C. R.*, 24 juillet 1911, p. 293-294).

Sur les Sulfuraires (*C. R.*, 13 novembre 1911, p. 963-964).

CHAPITRE VI.

SYSTÉMATIQUE.

Au cours de mes recherches, j'ai eu l'occasion de rencontrer et de décrire un assez grand nombre de genres nouveaux et d'espèces nouvelles : la plupart ont déjà pris place dans les Ouvrages généraux :

SACCARDO, *Sylloge Fungorum*.

ENGLER et PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*.

DE TONI, *Sylloge Algarum*.

LEWERMANN, *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg*, Algen, etc.

GENRES NOUVEAUX ET ESPÈCES NOUVELLES DÉCRITES PAR M. DANGEARD.

Rhizopodes.

- 1886. *Vampyrella euglenæ*.
- 1886. *Vampyrella Kleini*.
- 1886. *Heterophrys dispersa*.
- 1891. *Nuclearia minima*.
- 1891. *Gymnophrydium hyalinum*.
- 1891. *Ciliophrys marina*.
- 1908. *Lecythodites paradoxus*.
- 1910. *Amœba punctata*.
- 1910. *Amœba Chattoni*.
- 1910. *Amœba paradoxa*.
- 1910. *Pelomyxa vorax*.
- 1910. *Labyrinthula Zopfli*.
- 1910. *Lecythina stercorea*.

Acinétiens.

- 1890. *Trichophrya angulata*.

Flagellés.

- 1889. *Anisonema viridis* = *Vacuolaria virescens* Cienk.
- 1891. *Antlea Closterii*.
- 1891. *Endomonadina concentrica*.

- 1891. *Minutularia elliptica*.
- 1910. *Salpingoëca minor*.
- 1910. *Spongomonas minima*.

Acrasiées.

- 1896. *Sappinia pedata*.

Chytridinées.

- 1886. *Sphærïta endogena*.
- 1886. *Chytridium heliomorphe*.
- 1886. *Rhizidium Schenckii*.
- 1886. *Rhizidium euglenæ*.
- 1887. *Chytridium Braunii*.
- 1887. *Chytridium zoophthorum*.
- 1888. *Chytridium echinatum*.
- 1888. *Chytridium Brebissoni*.
- 1888. *Chytridium simplex*.
- 1888. *Chytridium elodeæ*.
- 1888. *Olpidium sphœritæ*.
- 1888. *Rhizidium euglenæ*.
- 1888. *Rhizidium catenatum*.
- 1888. *Micromyces zygonii*.
- 1891. *Olpidium aggregatum*.
- 1891. *Chytridium asymmetricum*.
- 1896. *Chytridium simulans*.
- 1896. *Olpidium euglenæ*.
- 1896. *Pseudosphœrita euglenæ*.
- 1896. *Nucleophaga amœba*.
- 1903. *Rhabdium acutum*.
- 1911. *Rhizophagus populinus*.
- 1911. *Mitochytridium ramosum*.

Ancylistées.

- 1886. *Pythium dichotomum*.

Ustilaginées.

- 1891. *Entyloma glaucii*.

Protascées.

- 1903. *Protascus subuliformis*.

Ascomycètes.

- 1887. *Pleospora salicorniæ.*
- 1907. *Saccharomyces anguillulæ.*
- 1907. *Penicillium vermiculatum.*
- 1907. *Monascus Barkeri.*
- 1907. *Ascobolus mirabilis.*
- 1907. *Podospira hirsuta.*

Champignon de place indécise.

- 1900. *Rhizoblepharis amœbæ.*

Cryptomonadinées.

- 1892. *Cryptomonas marina.*

Tétrasporeés.

- 1889. *Schrammia barbata.*

Polyblepharidées.

- 1888. *Polyblepharides singularis.*
- 1910. *Stephanoptera Fabreæ.*

Pleurococcacées.

- 1889. *Hariotina reticulata.*
- 1889. *Plascosphæra opaca.*

Euglénées.

- 1902. *Euglena geniculata*, v^{te} *terricola.*
- 1902. *Euglena proxima.*
- 1902. *Euglena splendens.*
- 1902. *Euglena polymorpha.*
- 1902. *Euglena flava.*
- 1902. *Euglena sociabilis.*
- 1902. *Phacus clavata.*
- 1902. *Trachelomonas intermedia.*

Chlamydomonadinées.

- 1888. *Cercidium elongatum.*
- 1888. *Chlamydomonas Reinhardti.*
- 1888. *Chlamydomonas Morieri.*

- 1888. *Pithiscus Klebsii*.
- 1889. *Corbierea vulgaris*.
- 1891. *Corbierea (Chlamydomonas) Kuteinikowi*.
- 1899. *Chlamydomonas variabilis*.
- 1899. *Chlamydomonas Dilli*.
- 1899. *Chlamydomonas ovata*.
- 1899. *Lobomonas Francei*.

Stichococcacées.

- 1911. *Heterogonium salinum*.

Bactériacées.

- 1891. *Bacillus closterii*.
- 1891. *Eubacillus multisporus*.
- 1902. *Caryococcus hypertrophicus*.
- 1909. *Bacillus virescens*.

PARIS. — IMPRIMERIE GAUTHIER-VILLARS ·
50901 Quai des Grands-Augustins, 55.
